



3868,a

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

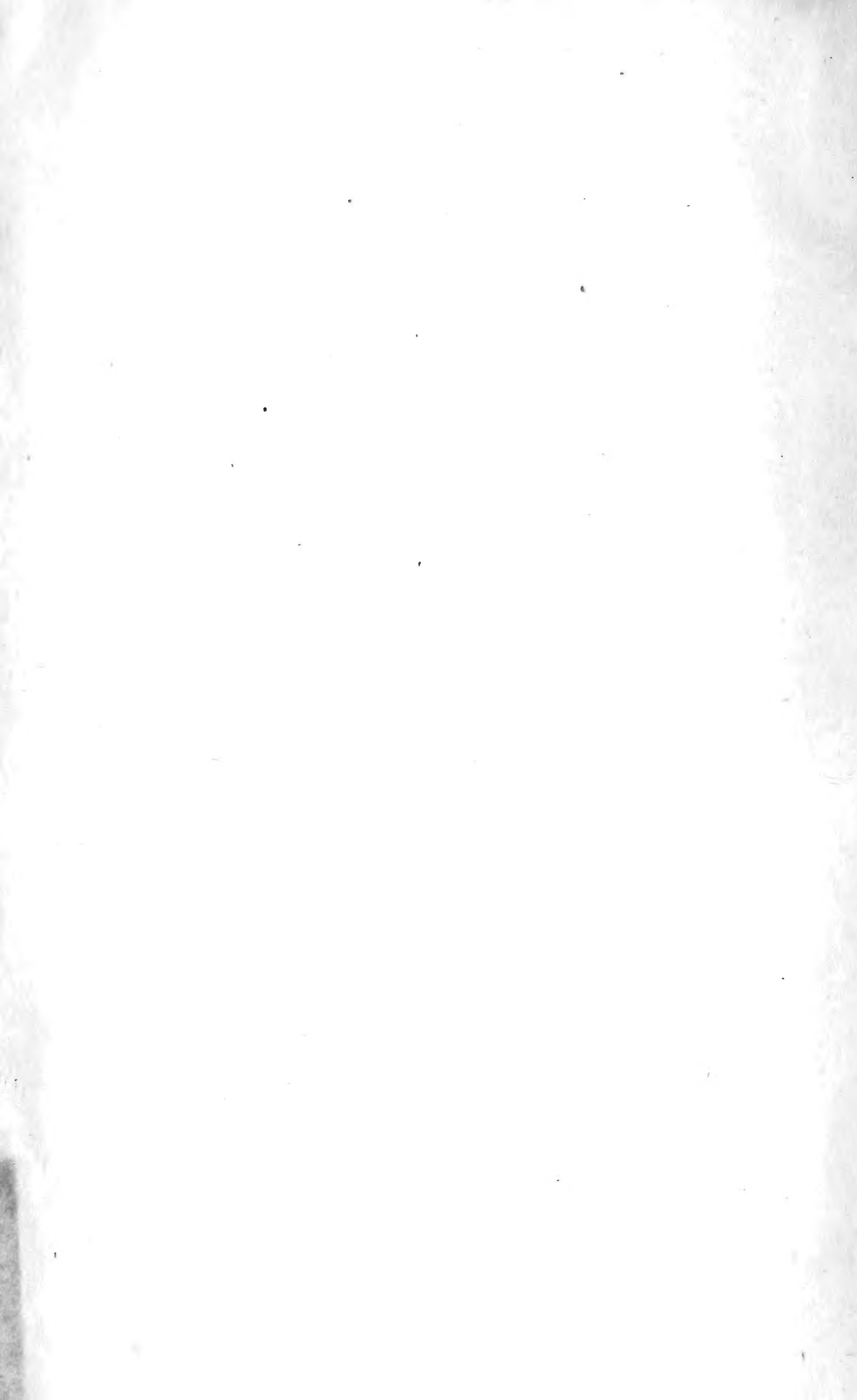
6692

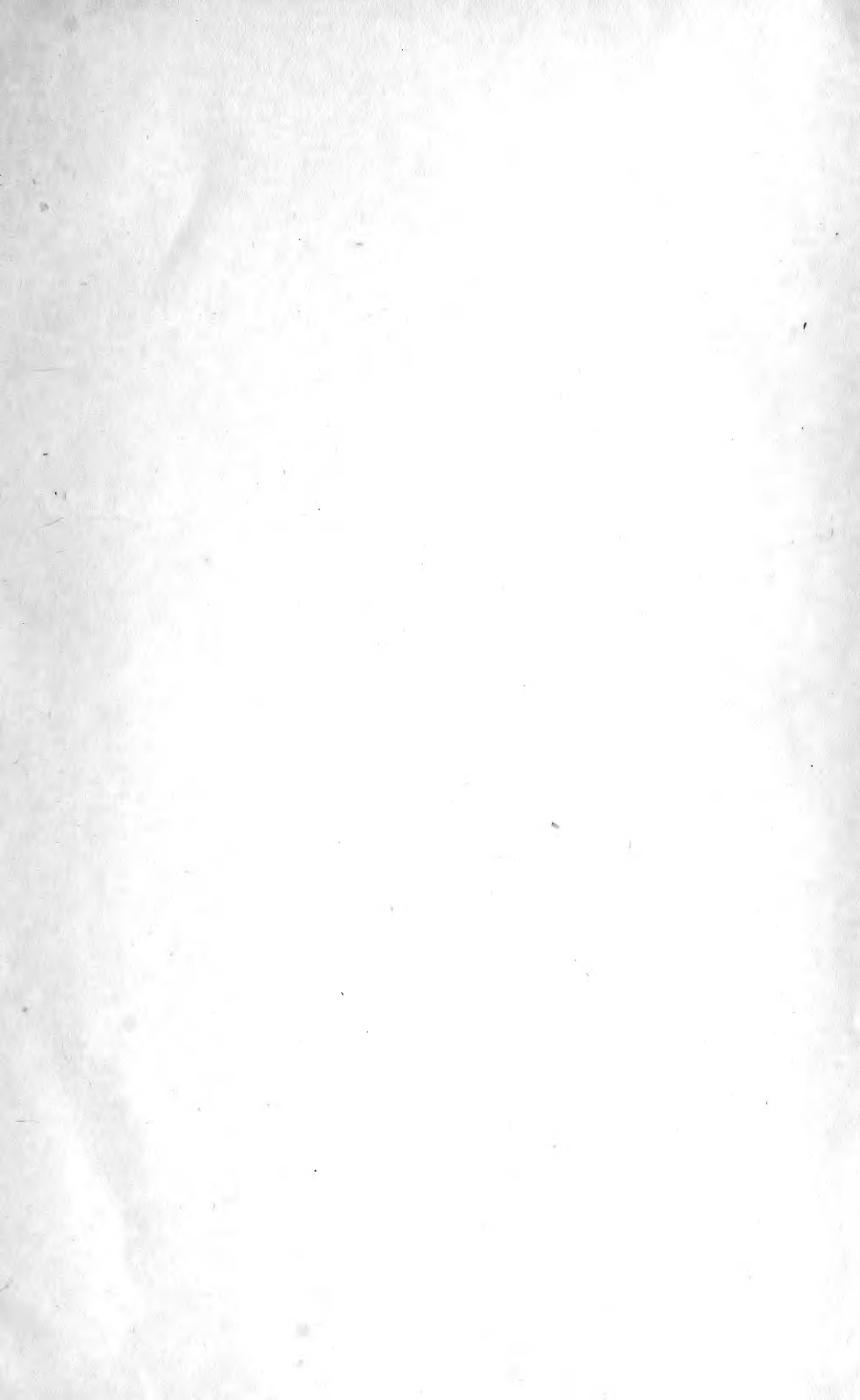
*Exchange*

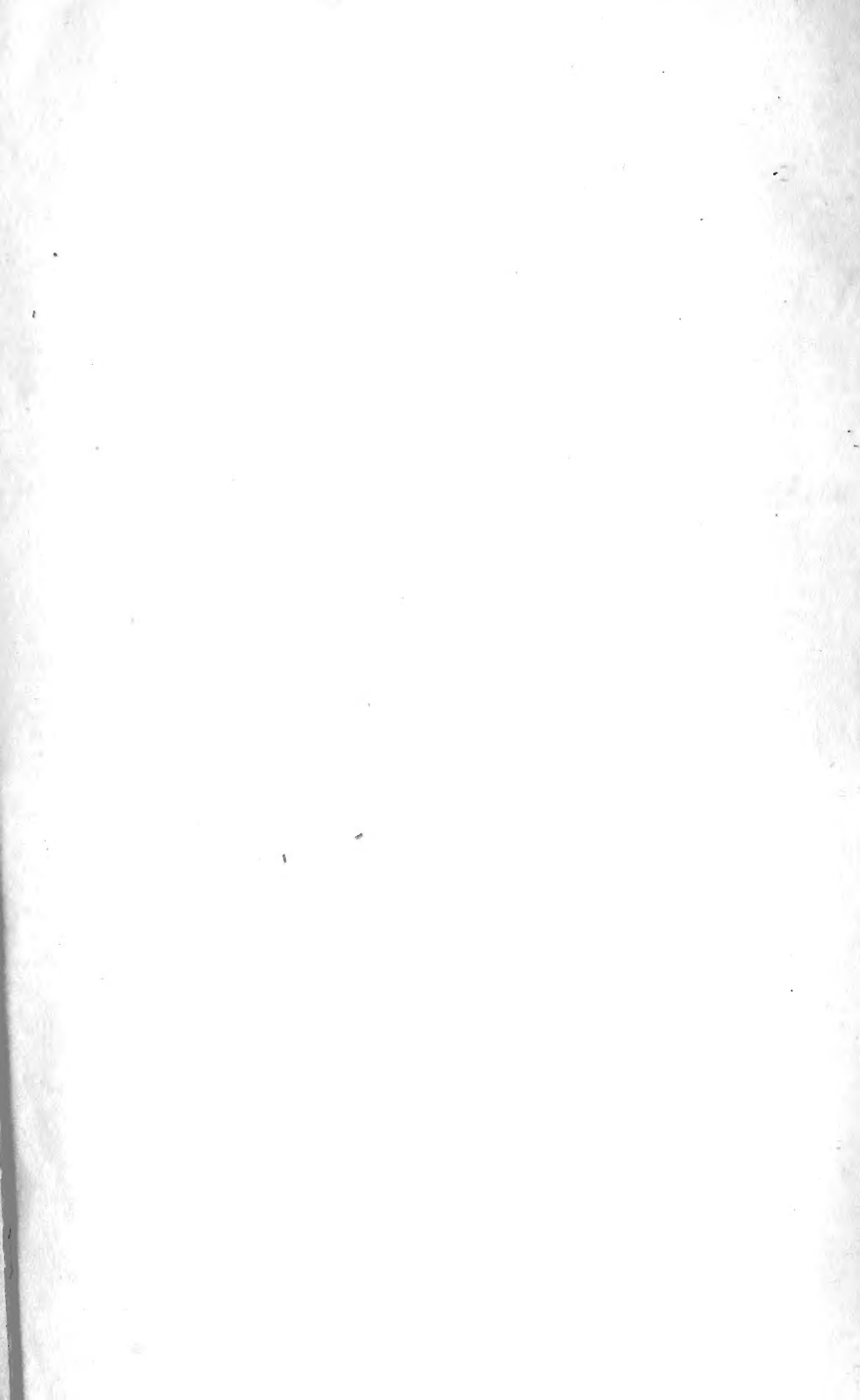
*August 2, 1904 - June 3, 1905.*











JUN 3 1905

Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

**Neununddreissigster Band.**

Neue Folge, Zweiunddreissigster Band.

Mit 24 Tafeln und 104 Abbildungen im Texte.



**Jena,**

Verlag von Gustav Fischer  
1905.

298  
24.12.1914.

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

# I n h a l t.

---

	Seite
EGGELING, H., Zur Morphologie der Augenlider der Säuger. Mit 18 Figuren im Text . . . . .	1
GERHARDT, ULRICH, Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Mit Tafel I und 3 Figuren im Text . . . . .	43
HILZHEIMER, MAX, Studien über den Hypopharynx der Hymen- opteren. Mit Tafel II . . . . .	119
HUBRECHT, A. A. W., Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathel- minthen im System . . . . .	151
DAIBER, MARIE, Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Ba- cillus rossii FABR. nebst einigen biologischen Bemerkungen. Mit Tafel III und IV . . . . .	177
GADZIKIEWICZ, WITOLD, Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken. Mit Tafel V—VIII und 6 Figuren im Text . . . . .	203
GÖSSNITZ, W. v., Ein weiterer Beitrag zur Morphologie des Zwerchfelles. Mit 1 Figur im Text . . . . .	235
FLEURE, HERBERT J., Zur Anatomie und Phylogenie von Ha- liotis. Mit Tafel IX—XIV . . . . .	245
FERNANDEZ, MIGUEL, Zur mikroskopischen Anatomie des Blut- gefäßsystems der Tunikaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems der Tunikaten. Mit Tafel XV—XVIII und 12 Figuren im Text . . . . .	323
EGGELING, H., Ueber die Drüsen des Warzenhofes beim Men- schen. Mit 2 Figuren im Text . . . . .	423
BOVERI, THEODOR, Zellen-Studien V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Mit Tafel XIX und XX und 7 Figuren im Text . . . . .	445



	Seite
TOTZAUER, ROBERT J., Nieren- und Gonadenverhältnisse von Haliotis. Mit Tafel XXI—XXIII . . . . .	525
SCHMIDT, HEINRICH, Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote. Mit Tafel XXIV und 2 Figuren im Text . . .	551
HÄCKER, VALENTIN, Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phäosphären der „Valdivia“- und „Gauß“-Ausbeute. Mit 28 Figuren im Text . . . . .	581
GERHARDT, ULRICH, Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Mit 33 Figuren im Text . . . . .	649
HAECKEL, ERNST, Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts . . . . .	713
WALTHER, JOHANNES, Aus der Geschichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaften zu Jena . . . . .	727
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1904 erstattet von BERNHARD RIEDEL, d. Z. I. Vorsitzenden . . . . .	733

---

6692

Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

## Neununddreissigster Band.

Neue Folge, Zweiunddreissigster Band.

Erstes Heft.

Mit 4 Tafeln und 21 Figuren im Text.

### Inhalt.

EGGELING, H., Zur Morphologie der Augenlider der Säuger. Hierzu 18 Figuren im Text.

GERHARDT, ULRICH, Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Hierzu Tafel I und 3 Figuren im Text.

HILZHEIMER, MAX, Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Hierzu Tafel II.

HUBRECHT, A. A. W., Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System.

DAIBER, MARIE, Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR. nebst einigen biologischen Bemerkungen. Hierzu Tafel III u. IV.

---

Preis: 11 Mark.

*A* J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

# Festschrift

## zum siebenzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel.

Herausgegeben  
von seinen Schülern und Freunden.

Mit 16 Tafeln und 109 Abbildungen im Text.

Preis: 80 Mark.

### Inhalt.

- Strasburger, Eduard**, Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. Mit 2 Tafeln.
- Hertwig, Oscar**, Ueber eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raume so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf- und Schwanzende bestimmen läßt. Mit 1 Tafel und 1 Figur im Text.
- Kükenthal, W.**, Ueber einige Korallentiere des Roten Meeres. Mit 2 Tafeln und 2 Figuren im Text.
- Eggeling, H.**, Zur Morphologie des Manubrium sterni. Mit 1 Tafel und 43 Figuren im Text.
- Göppert, E.**, Der Kehlkopf von *Protopterus annectens* (OWEN). Anatomische Untersuchung. Mit 1 Tafel und 5 Figuren im Text.
- Walther, Johannes**, Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. Bionomisch betrachtet. Mit 1 Tafel und 21 Figuren im Text.
- Biedermann, W.**, Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Mit 16 Figuren im Text.
- Hertwig, Richard**, Ueber physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Mit 4 Tafeln.
- Stahl, Ernst**, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß.
- Braus, Hermann**, Tatsächliches aus der Entwicklung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Skelettes der Pinnae und der Visceralbögen. Mit 2 Tafeln und 13 Figuren im Text.
- Lang, Arnold**, Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* MÜLLER und *Helix nemoralis* L.
- Maurer, F.**, Das Integument eines Embryo von *Ursus Arctos*. Ein Beitrag zur Frage der Haare und Hautdrüsen bei Säugetieren. Mit 1 Tafel und 4 Figuren im Text.
- Ziegler, Heinrich Ernst**, Die ersten Entwicklungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Mit 1 Tafel und 4 Figuren im Text.
- Verworn, Max**, Die Lokalisation der Atmung in der Zelle.
- Fürbringer, Max**, Zur Frage der Abstammung der Säugetiere.

# Zur Morphologie der Augenlider der Säuger.

Von

Dr. H. Eggeling,

Privatdozent u. Prosektor am anatom. Institut der Universität Jena.

Mit 18 Figuren im Text.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Hautdrüsen der Monotremen (1901) machte ich auch einige Beobachtungen über den Bau deren Augenlider, auf welche ich nur in Kürze hinwies. Gleichzeitig stellte ich weitere Mitteilungen darüber in Aussicht, da sich daran Fragen knüpften, die eine gesonderte Behandlung erheischten. Es handelte sich zunächst um die Verbreitung des Vorkommens eines Tarsus und von MEIBOMSchen Drüsen in den Augenlidern der Säugetiere. Die in der Literatur darüber vorliegenden Angaben sind nicht sehr reichhaltig und wenig übereinstimmend.

Die ältesten, über eine größere Anzahl von Säugern ausgedehnten Untersuchungen von ZEIS (1835) weisen bei allen beobachteten Formen das Vorhandensein von MEIBOMSchen Drüsen nach. Dem entgegen soll ein Tarsus eigentlich nur beim Menschen vorkommen, wenn man von einer unvollkommenen Ausbildung eines solchen beim Schwein absieht. Dagegen steht die Angabe von STANNIUS (1846, p. 401), daß die beiden Augenlider der Säuger gewöhnlich durch Knorpel gestützt würden. MEIBOMSche Drüsen, meist zwischen Conjunctiva palpebrarum und Tarsus gelegen, sollen oft fehlen, beispielsweise bei den Cetaceen. Leider werden keine anderen Formen, die diesen Befund zeigen, namhaft gemacht. Augenwimpern seien bei Säugern noch selten vorhanden. LEYDIG (1857, p. 243, 244) wies dann nach, daß der Tarsus der beiden Augenlider der Säuger nicht aus Knorpel, sondern aus festem Bindegewebe besteht. MEIBOMSche Drüsen, die als stärker entwickelte Talgdrüsen zu deuten sind, glaubt LEYDIG als eine Eigentümlich-

keit nur der Säuger ansehen zu sollen. Sie finden sich im oberen und unteren Lid, nicht in der Nickhaut, und fehlen wohl nur bei solchen Säugetieren, deren Haut ganz kahl ist und der Drüsenbildung entbehrt, so z. B. bei Cetaceen. Die von BLUMBERG (1867) untersuchten Säuger besitzen sämtlich einen Tarsus und MEIBOMsche Drüsen. Nach OWEN (1868, p. 260) mündet auch bei Cetaceen an der Umschlagsstelle der Conjunctiva palpebrarum zur Conjunctiva bulbi eine Reihe von MEIBOMschen Follikeln aus. Eine ausführlichere Darstellung rührt her von LEUCKART (1876). Er weist darauf hin, daß Augenlider eigentlich nur bei Landtieren in voller Entwicklung vorkommen. Gewöhnlich seien bei Säugern am Lidrand Wimpern vorhanden, könnten aber auch fehlen, wie bei Cetaceen und Katzen. Die Wimpern sind Haare, die stärker entwickelt und regelmäßiger angeordnet sind als die Haare, die sonst den Lidern aufsitzen, die aber gelegentlich (Hund, Schwein) auch selbst zu ansehnlicher Größe heranwachsen können. Die Wimpern sind begleitet von ebenfalls stärker entwickelten Talgdrüsen und bei größeren Formen auch von Schweißdrüsen. Von den Talgdrüsen der Wimpern sind durchaus zu unterscheiden die MEIBOMschen Drüsen, die neben ersteren vorkommen und eine eigene Drüsenmündung besitzen, also selbständige Gebilde sind. Ihre Gestalt gleicht der der benachbarten Talgdrüsen; sie sind sackförmig, traubenförmig oder gefiedert und finden sich in der Zahl von 20—40 immer nur in einer einzigen Reihe, bald eingeschlossen in den sogenannten Lidknorpel, bald eingelagert in ein weiches Bindegewebe, das wie beim Schwein, als Vorläufer des Tarsalknorpels zu gelten hat. LEUCKART glaubt, daß MEIBOMsche Drüsen nur bei Säugern vorkommen. Ebenso sei der Tarsus offenbar eine Eigentümlichkeit der Säuger, aber durchaus nicht aller Formen, sondern gelegentlich, so auch beim Hund, vertreten durch weicheres Bindegewebe. Das Sekret der MEIBOMschen Drüsen soll zum Einölen der Lidränder dienen und unter gewöhnlichen Verhältnissen das Ueberströmen der Tränenflüssigkeit verhindern. In Hinsicht auf diese Funktion glaubt LEUCKART, daß der ausschließliche Besitz von MEIBOMschen Drüsen bei Säugern wohl bedingt sei durch die ansehnliche Größe von deren Tränen-drüse. Diese sei beim Menschen noch größer als bei den meisten anderen Säugern, und hier finde die excessive Entwicklung dieses Organs eine genügende Erklärung in seiner mimischen Bedeutung (p. 278). Nach MILNE-EDWARDS (1876—77, p. 106, 107) kommen fast allen Säugetieren wohlentwickelte Augenlider zu, von denen

das obere das größere ist. In beiden Lidern ist ein sogenannter Tarsalknorpel aus derbem Bindegewebe enthalten. Derselbe ist im oberen Lid ansehnlicher als im unteren. Am freien Lidrand stehen außer bei Cetaceen und Didelphys Cilien, in deren Haarbalg eine kleine Gruppe von Talgdrüsen mündet. Die viel größeren MEIBOMSchen Talgdrüsen münden am hinteren Teil des freien Lidrandes aus und fehlen bei Cetaceen. Ihre Anordnung ist bei den meisten Säugern dieselbe wie beim Menschen, nur sind die Drüsen bei einigen Formen noch stärker entwickelt und ausgestattet mit wohlcharakterisierten Lappen und Läppchen. Unter den von TARTUFERI (1880) untersuchten Säugetieren fehlen Gl. tarsales nur beim Delphin. WIEDERSHEIM gab früher (1882, p. 441, 443) an, daß erst bei Säugetieren sehr bewegliche, von der übrigen Haut durch Falten deutlich abgegrenzte Augenlider auftreten, deren freier Rand mit Cilien besetzt ist und in deren Innerem ein Tarsus sich entwickelt. MEIBOMSche Drüsen in typischem Verhalten finden sich nur bei Säugetieren und zwar bei allen Formen, mit Ausnahme der Cetaceen. Sie liegen stets in einer einzigen Schicht, häufig in den Lidknorpel eingeschlossen, und münden am freien Lidrand aus. Beim Kamel seien diese Drüsen ersetzt durch eine außerordentlich entwickelte Talgdrüse der Caruncula lacrymalis. Neuerdings scheint WIEDERSHEIM (1902, p. 311) anzunehmen, daß außer bei Cetaceen auch noch bei anderen Gruppen die MEIBOMSchen Drüsen fehlen können. Neu ist außerdem die Angabe, die auch in der schematischen Fig. 218 zum Ausdruck kommt, daß das Vorkommen der Gl. tarsales auf das obere Lid beschränkt ist.

Aus diesen zum Teil sehr widersprechenden Schilderungen geht jedenfalls soviel klar hervor, daß das Vorhandensein von Tarsus und MEIBOMSchen Drüsen nicht unbedingt zu den charakteristischen Eigenschaften der Augenlider der Säuger gehört. Es wäre also zunächst die Aufgabe, die Verbreitung dieser Gebilde in den einzelnen Gruppen der Säugetiere zu erforschen. An die Feststellung dieser Tatsachen schließen sich weitere Fragen an. Das Fehlen von Tarsus und MEIBOMSchen Drüsen bei manchen Säugetieren ist vielleicht nicht als die Folge einer Reduktion, sondern höchst wahrscheinlich als ein in mancher Hinsicht primitiver Zustand anzusehen. Beide Organe haben sich offenbar innerhalb der Gruppe der Säugetiere entwickelt, und wir dürfen hoffen, durch Vergleichung einer größeren Reihe von Befunden Aufschlüsse über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Augenlider zu

erhalten. Aber auch auf die Feststellung der einzelnen Stadien in der Ausbildung von Tarsus und MEIBOMschen Drüsen kommt es nicht allein an, sondern es ist zu versuchen, ob nicht aus der Form der Augenlider, der Ausdehnung der Haare auf denselben, der sie bewegenden Muskulatur, dem Apparat accessorischer Drüsen (Tränendrüsen, HARDERSche Drüse) und zahlreichen anderen Momenten, vor allem auch aus dem Gebrauch des Auges und der Lebensweise der betreffenden Tiere sich Schlüsse ziehen lassen auf die unter verschiedenen Bedingungen verschiedenen physiologischen Leistungen des Schutzapparats des Auges. Daraus wären dann diejenigen Faktoren zu ermitteln, welche auf die allmähliche Ausbildung von Tarsus und MEIBOMschen Drüsen einen bestimmenden Einfluß ausgeübt haben.

Ein sehr bemerkenswerter Versuch in dieser Richtung liegt bereits von A. v. HALLER vor, wie in der Abhandlung von ZEIS (1835, p. 253) näher dargestellt und begründet wird. Ich lasse seine hierauf bezüglichen Ausführungen wörtlich folgen: „Da ich nun unter allen von mir bis jetzt untersuchten Tieren nur allein beim Schwein den Tarsus habe nachweisen können, so mußte es mir natürlich sehr auffallen, warum das Augenlid des Menschen vorzugsweise vor dem der Tiere damit begabt worden sei. Der Grund scheint mir darin zu liegen, daß er nicht sowohl zum Schutze des Augapfels bestimmt ist, sondern vielmehr die möglichst weite Eröffnung der Augenlidspalte vermitteln soll. HALLER<sup>1)</sup> drückt sich darüber folgendermaßen aus: *Ut palpebra ora libera totam suam latitudinem teneat, in omni motu; neque utcunque contracta fiat secundum transversum diametrum angustior, natura simili fere artificio usa est, quo grandes tabulas pictas solemus distendere. Ut enim ad baculum eum extendimus, ita ad cartilaginem palpebra utraque firmatur, quam tarsum dicimus.* Das Menschenauge unterscheidet sich nämlich vom Tierauge auffallend dadurch, daß die größere Eröffnung der Augenlidspalte zu beiden Seiten der Cornea noch die Sclerotica erblicken läßt, dies macht die Bewegung des Augapfels viel freier, denn um einen seitwärts gelegenen Gegenstand zu erblicken, ist es nicht notwendig, den Kopf seitwärts zu bewegen, sondern eine kleine Bewegung des Augapfels in der horizontalen Ebene entspricht diesem Zwecke vollkommen. Die Tiere haben zwar dieselben Augenmuskeln wie der Mensch, ja zum Teil noch einen mehr, den Grundmuskel, und

---

1) *Elementa physiologiae*, T. V, § IX.



es würde ihnen somit möglich sein, den Augapfel ebenso zu bewegen wie wir, könnte nicht ihre Augenlidspalte gerade nur so weit geöffnet werden, daß allein die Cornea, aber nicht die Sclerotica entblößt wird, es findet also bei ihnen gerade das statt, was, wie HALLER angibt, beim Menschen durch den Tarsus verhütet wird; die Augenlidspalte wird beim Oeffnen derselben in der horizontalen Richtung beträchtlich schmaler, und der Mangel des Tarsus bei den Tieren könnte deshalb schon vorausgesetzt werden. Die Beweglichkeit des Augapfels in seiner Höhle wird aber insofern dadurch eingeschränkt, als bei einer stärkeren Bewegung des Bulbus nach der Seite die Cornea sich sogleich unter dem äußeren und inneren Augenwinkel teilweise verbiegt (wohl verbirgt? Ref.). Die fast allen Säugetieren eigene größere und freiere Beweglichkeit des längeren Halses und die mehr seitliche Stellung der Augen, welche bei den niederen Tierklassen noch bedeutender ist, entschädigt sie für diese Beschränkung. Deswegen konnten sie wohl die größere Beweglichkeit des Augapfels in der Augenhöhle entbehren. Außerdem entsteht aber aus dieser Einrichtung für sie der große Vorteil, daß bei einer engeren Augenlidspalte nicht so leicht fremde Körper in das Auge fallen, als bei einer breiteren, was bei dem hilflosen Zustand der Tiere doch auch in Anschlag zu bringen ist. Sollten nun aber die Tiere ihre Cornea allein ohne die Sclerotica entblößen, so dürften die den Augenwinkeln zunächst gelegenen Teile des Augenlides nicht wie beim Menschen mit aufgehoben werden, daher kommt aber die geöffnete Augenlidspalte der Tiere einem Kreise, einige Unregelmäßigkeiten abgerechnet, ganz nahe, was nicht möglich wäre, wenn sie einen Tarsus hätten. Dieser würde durch seine Starrheit bewirkt haben, daß beim Oeffnen der Augenlidspalte jedesmal nicht allein die mittlere Portion des Augenlids, sondern wie beim Menschen auch die nach den Winkeln hin gelegenen Teile mitgehoben würden. Da aber ihre Augenlider seiner entbehren, so werden die den Augenlidern zunächst gelegenen Teile nur angespannt, und die Augenwinkel erscheinen daher als viel stumpfere Winkel als beim Menschen. Daß das Schwein einen Tarsus hat, spricht noch mehr für meine Behauptung, denn es öffnet sein Auge nur sehr wenig, so daß bei ihm die geöffnete Augenlidspalte viel breiter ist als hoch. Der Mensch braucht sein Auge nicht nur zum Sehen, es ist ihm auch Sprachwerkzeug. — Die Mienensprache beruht fast allein auf den Bewegungen, die wir mit unseren Augen machen, denn mit Hilfe der übrigen Gesichtsmuskeln, ohne die der Augen und Augen-

lider, würden wir schwerlich im stande sein, unsere Gedanken und Empfindungen auf dem Gesichte auszudrücken. Wenn unser Auge aber ebenfalls nur die Cornea erblicken ließe? Wenn man auch bei uns nichts von der Sclerotica sähe? Wie dann? Gewiß, wir würden nicht Stolz, Verachtung, Mißbilligung, alle Affekte des Geistes mit einem Blicke ausdrücken können, wäre es nicht möglich gemacht, an denen, mit welchen wir sprechen, die kleinste Bewegung des Augapfels zu bemerken, indem die größere oder geringere Breite der blendend weißen Sclerotica ein Wahrnehmen jener Bewegungen sehr leicht zuläßt. Ich glaube behaupten zu dürfen, daß ohne den Tarsus, so unwesentlich dieser Teil bisher erschienen sein mag, das menschliche Antlitz sich bei weitem nicht so von dem Gesicht der Tiere auszeichnen würde, als es der Fall ist.“

Geleitet von den oben dargelegten Gesichtspunkten habe ich seit längerer Zeit Beobachtungen über den Bau der Augenlider bei verschiedenen Formen gesammelt. In der vorliegenden Mitteilung soll ein allerdings noch recht unvollkommener Ueberblick über die Verbreitung von Tarsus und MEIBOMschen Drüsen in den größeren Gruppen der Säuger gegeben und auf einige Beobachtungen hingewiesen werden, die geeignet sind, die Entstehungsweise der MEIBOMschen Drüsen verständlicher zu machen. Auf die von TARTUFERI (1880) ausführlicher behandelten MOLLschen Drüsen soll hier nicht näher eingegangen werden. Ihr Vorkommen und Verhalten ist nur insoweit berücksichtigt, als sie bei den von mir neu untersuchten Formen noch nicht beschrieben wurden. Ebenso finden gelegentliche Befunde von Tränendrüsen hier nur kurze Erwähnung.

### **Monotremen.**

Die Augenlider von *Ornithorhynchus* sind, wie ich schon früher (1901, p. 190, 195) schilderte, an ihrer Außenfläche bedeckt von dichtstehenden Gruppen feiner Haare. Dieselben finden sich auch am freien Lidrand, sind aber nicht durch stärkere Entwicklung als Wimpern hervorgehoben. Neben den Haargruppen finden sich kleine sackförmige Talgdrüsen, die am freien Lidrand einen etwas ansehnlicheren Umfang besitzen als an der Außenfläche des Lides. Außerdem sind die Haargruppen begleitet von ziemlich stark ausgebildeten merokrinen Schlauchdrüsen. Wie Fig. 1 zeigt, liegt den Lidern keine derbere Bindegewebsplatte,

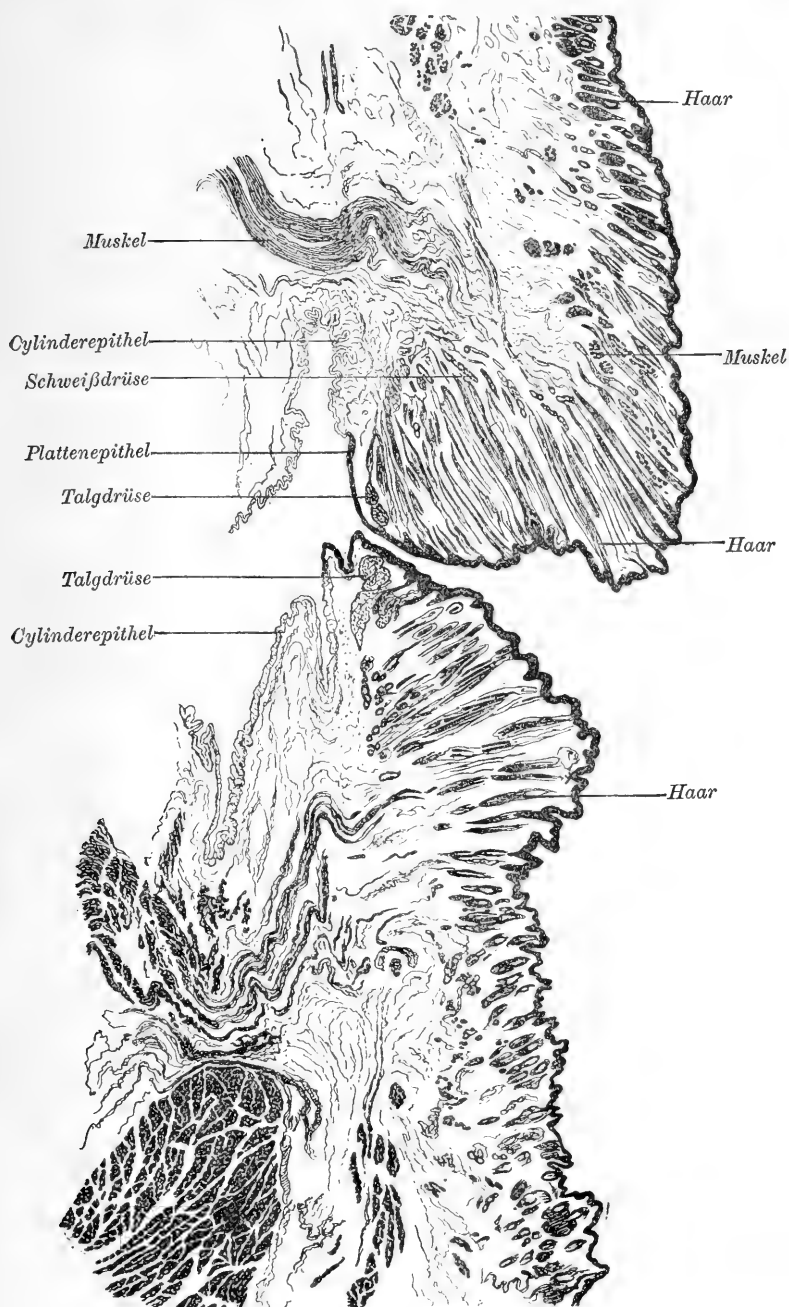


Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen und unteren Augenlides von *Ornithorhynchus*. Vergr. 1:18.

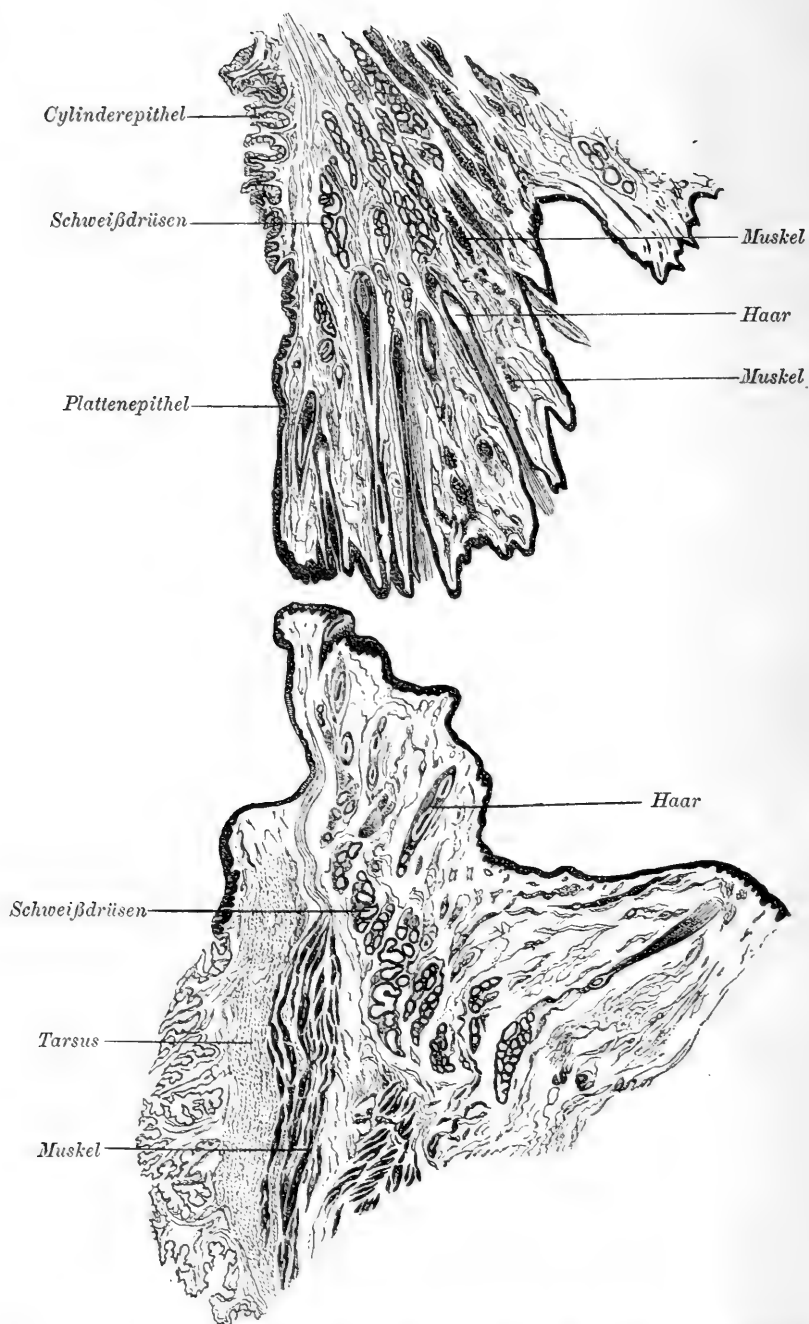


Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen und unteren Augenlides von *Echidna*. Vergr. 1 : 18.

die als Tarsus bezeichnet werden könnte, zu Grunde, auch MEIBOMsche Drüsen fehlen. Das geschichtete Plattenepithel der Oberhaut dehnt sich ziemlich weit auf die Innenfläche des oberen, etwas weniger weit des unteren Lides aus.

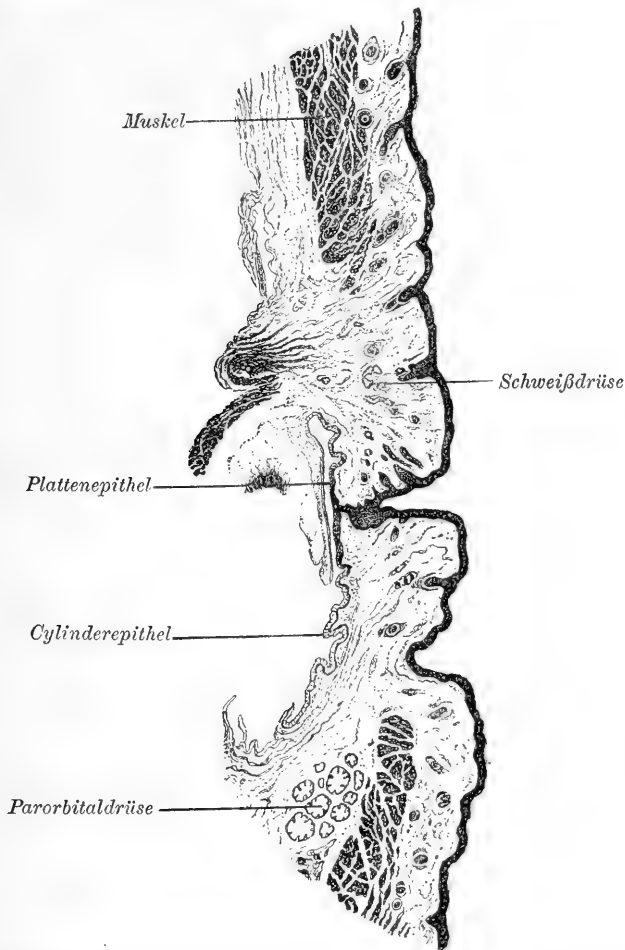


Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch oberes und unteres Augenlid eines Echidnafötus, Stad. 51b, gegen den äußeren Augenwinkel zu. Vergr. 1 : 18.

In der Umgebung der Augenspalte von *Echidna* findet sich, wie ich bereits früher schilderte (1901, p. 189) ein ovaler, spärlich behaarter Bezirk, der die Außenfläche der Augenlider darstellt und durch einen Wall von der umgebenden derben, dicht behaarten Haut sich abgrenzt. Auf Schnitten stellt sich das untere

Lid bis zu dem Hautwall gerechnet viel niedriger dar als das obere und doch scheint der Konjunktivalsack nach unten eine größere Ausdehnung zu besitzen als nach oben. Die spärlichen Haare der Lider erscheinen alle untereinander gleich, stärkere Wimperhaare sind nicht zu unterscheiden. Alle Haare werden begleitet von sehr kleinen Talgdrüsen, die beiderseits dem Haarbalg als kleine rundlich-längliche Vorwölbungen ansitzen unterhalb der Einmündungsstelle eines Schweißdrüsenausführganges in den Haarbalg. Die merokrinen, schlauchförmigen Drüsen besitzen einen sehr ansehnlichen Umfang und bilden dichte Knäuel in der bindegewebigen Grundlage der Lider. Ein Teil der Schläuche zeichnet sich durch die Größe des Lumens aus. MEIBOMSche Drüsen fehlen, dagegen ist eine Art Tarsus als eine ansehnlichere derbere Bindegewebsplatte, die unterhalb der Conjunctiva palpebrarum liegt, wenigstens im unteren, nicht im oberen Lid wahrnehmbar. Dieselbe entbehrt jedoch einer scharfen Abgrenzung gegen die Umgebung. Das mehrschichtige Plattenepithel der Epidermis dehnt sich oben und unten sehr weit an der Innenfläche der Augenlider aus (s. Fig. 2).

Auf das Vorhandensein einer ansehnlichen Parorbitaldrüse, die den merokrinen Hautdrüsen zuzurechnen ist, im unteren Augenlid nahe dem äußeren Augenwinkel bei Echidnaföten sei hier nur nochmals hingewiesen (1901, p. 198, vergl. umstehende Fig. 3).

### Marsupialier.

Außer der Angabe von OWEN (1868), daß im oberen Augenlid des Kangaroo ein Knorpelstreif liege und bei Didelphys keine Cilien vorhanden sind, welch letzterer Punkt auch von MILNE-EDWARDS (1876) erwähnt wird, habe ich in der Literatur nichts Näheres über die Augenlider der Beuteltiere finden können.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich über fünf Formen, die vier verschiedenen größeren Gruppen angehören. Bei einem jugendlichen *Macropus spec.* fällt an der Mitte des oberen freien Lidrandes ein Büschel sehr weit vorragender langer Cilien auf. Diese bilden eine obere Reihe, unterhalb welcher noch 2—3 Reihen schwächerer Wimpern sich vorfinden. Am unteren Lid fehlen deutlicher ausgebildete Wimpern, die hier vorhandenen Haare sind nicht wesentlich verschieden von denen, welche in dichter Gruppierung die Außenfläche der Lider oben sowohl wie unten bedecken. Unter ihnen überwiegen schwächere Haare, zwischen

welchen vereinzelte stärkere Gebilde, die tief in der Lederhaut wurzeln, vorkommen. Die Haare werden begleitet von kleinen sackförmigen Talgdrüsen, stärkere kommen den Wimpern zu. Schweißdrüsen fehlen im ganzen Augenlid. MEIBOMSCHE Drüsen sind sowohl im oberen wie im unteren Lid in einer einfachen Reihe vorhanden. Sie bilden einen weiten, langen, gestreckten Sack, dessen ganze Wandung mit zahlreichen kleinen, rundlichen Talgdrüsensäckchen

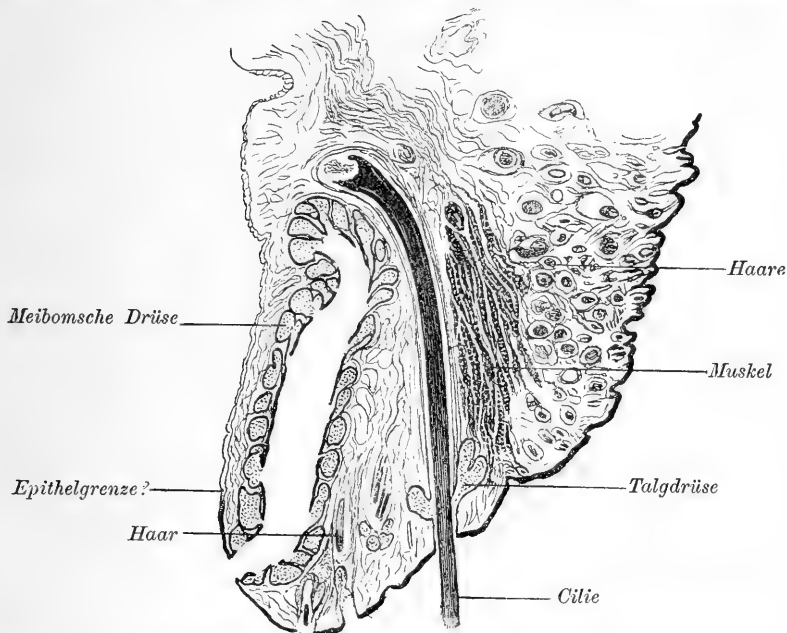


Fig. 4. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen Augenlides von *Macropus spec. juv.* Vergr. 36 : 1.

besetzt ist. Diese münden in den Hohlraum des Sackes ein, welcher selbst mit einer kurzen verengten Strecke am freien Lidrand hinter den Reihen der Cilien nach innen hin, gegen den Konjunktivalsack, sich öffnet. Eine als Tarsus zu bezeichnende derbere Differenzierung des Bindegewebes des Augenlides ließ sich nicht nachweisen. Ueber die Ausdehnung des mehrschichtigen Plattenepithels an der Innenfläche des Lides und die Lage der Grenze gegen das Uebergangsepithel der Conjunctiva kann ich keine Aussagen machen, da der Konservierungszustand des Präparats dies nicht gestattet (s. Fig. 4).

*Dasyurus GEOFFR.* (Fig. 5) besitzt in 3—4 Reihen vereinzelte, stärker entwickelte Wimperhaare am freien Lidrand. Dieselben



treten aber bei äußerer Betrachtung nicht scharf hervor, zumal sie, wie die übrigen Haare, hauptsächlich nach hinten gerichtet zu sein scheinen. Am freien Rand des unteren Lides sind sie schwächer und undeutlicher als am oberen. Auf der Außenfläche der Lider sind die Haare spärlich und klein, begleitet von winzigen, rundlichen Talgdrüsen. Die letzteren stellen dagegen an den Cilien sehr ansehnliche, gelappte Organe dar. Schweißdrüsen fehlen auch hier im Augenlid, dagegen sind MEIBOMSCHE Drüsen oben und unten vorhanden. Auch hier erscheinen sie im ganzen als ein weiter, lang gestreckter Sack, der mit sehr enger Mündung hinter

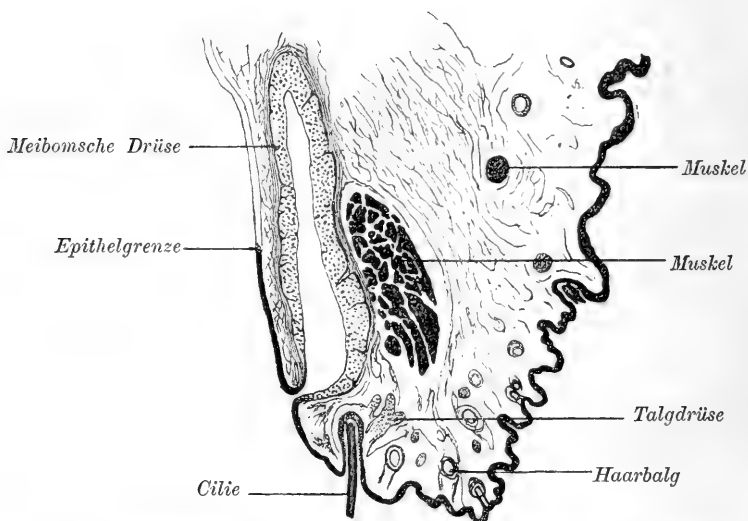


Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen Augenlides von *Dasyurus* GEOFFR. Vergr. 36 : 1.

den Cilien am freien Lidrand nach innen in den Konjunktivalsack sich öffnet. Der feinere Bau des Sackes unterscheidet sich wesentlich von dem Befund bei *Macropus*. Seine ganze Wand wird gleichmäßig von Talgdrüsenepithel gebildet. Ganz nach außen liegen kleine, protoplasmatische Zellen, ähnlich der Keimschicht der Epidermis, nach innen folgen immer größere Zellen mit vakuolisiertem Protoplasma, und ein ziemlich scharfer Abschluß gegen den zentralen Hohlraum scheint gebildet zu sein aus den verhornten Wänden zu Grunde gegangener Zellen, deren fettig verwandelter Körper als Sekret entleert wurde. Die gesamte Wand-schicht wird durch vereinzelte, gegen das Lumen vorspringende Bindegewebssepten in einzelne, sehr ungleich große Territorien

geteilt. Die MEIBOMSchen Drüsen kommen in einfacher Schicht vor, bisweilen verbindet sich mit dem letzten verengten Abschnitt eine stärkere, gelappte Talgdrüse, die sich nach außen gegen die Cilienwurzel hin ausdehnt. Die MEIBOMSchen Drüsen liegen eingebettet in eine schmale, derbere, von der Umgebung sich nicht scharf, aber doch deutlich abhebende Bindegewebsschicht, die wohl als eine Art Tarsus aufgefaßt werden darf. An der Innenfläche des oberen Lides entspricht die Grenze zwischen Platten- und Uebergangsepithel etwa der Mitte der Länge der MEIBOMSchen Drüsen, unten besitzt das mehrschichtige Plattenepithel eine noch etwas geringere Ausdehnung auf die konjunktivale Fläche.

Bei *Perameles obesula* sind Cilien nicht deutlich nachweisbar. Die Außenfläche der Lider ist bedeckt von reichlichen Haargruppen, welche ein großes und mehrere schwächere Haare umfassen. Die zugehörigen Talgdrüsen sind sehr klein; Schweißdrüsen sind spärlich vorhanden und sehr einfach gestaltet. Sie bestehen aus einem ganz engen Ausführgang und einem ziemlich weiten, wenig gewundenen und kurzen Drüsenschlauch. Beide Hautdrüsenarten, besonders die Talgdrüsen, sind viel ansehnlicher in Begleitung der Haare am freien Lidrand, die aber selbst nicht so ansehnlich sind, daß sie sich deutlich von den Stichelhaaren des übrigen Integumentes unterscheiden und deshalb auch nicht als Wimperhaare bezeichnet werden können. Ansehnliche MEIBOMSche Drüsen stimmen in der Gestaltung mit denen von *Macropus* überein. Ihr weiter Sack, dem ringsum die rundlichen Drüsenläppchen ansitzen, öffnet sich mit sehr enger Mündung am freien Lidrand mit ausgesprochener Richtung nach innen gegen die Oberfläche des Bulbus. Ein Tarsus ist nicht vorhanden. Die Grenze zwischen Platten- und Uebergangsepithel der Bindehaut entspricht etwa der Mitte der Länge der MEIBOMSchen Drüsen. In den hier behandelten Punkten ist ein nennenswerter Unterschied zwischen oberem und unterem Augenlid nicht zu bemerken.

Entsprechende Befunde zeigt ein nur sehr mäßig konserviertes Augenlid von *Perameles lagotis*. Den MEIBOMSchen Drüsen scheint hier eine derbere, bindegewebige Umhüllung, ähnlich wie bei *Dasyurus*, zuzukommen.

An den freien Lidrändern von *Phascolarctos cinereus* sind sowohl oben wie unten stärker entwickelte Wimperhaare zu unterscheiden. Ein dichtes Haarkleid bedeckt die Außenfläche der Lider. Den Haaren sind kleine Talg- und Schweißdrüsen angeschlossen. Beide sind wesentlich stärker entwickelt in Begleitung

der Cilien. Der Drüsenschlauch der Schweißdrüsen ist auffallend weit, von einem kubisch-cylindrischen Epithel ausgekleidet, am freien Lidrand anscheinend ziemlich lang und knäueiförmig gewunden; im unteren Lid sieht man die Enden der Schweißdrüsen-schläuche tief hineinragen zwischen die Züge der quergestreiften Muskulatur, die parallel dem Lidrand hinziehen. An der Außenfläche der Lider sind die Schweißdrüsen auch einfacher gestaltet. Die MEIBOMSchen Drüsen sind ansehnlich und bilden, wie bei *Dasyurus*, einen weiten Sack, dessen gesamte epitheliale Auskleidung einer fettigen Umwandlung zu unterliegen scheint. Schmale Bindegewebssepten, die, von außen gegen die breite Epithelzone eindringend, diese in einzelne Läppchen zerlegen, sind hier viel zahlreicher als dies Fig. 5 von *Dasyurus* zeigt. Die außerordentlich feinen, engen Mündungen der MEIBOMSchen Drüsen liegen am freien Lidrand dicht nebeneinander mit der Richtung nach hinten gegen den Konjunktivalsack. Ein Tarsus ist nicht nachweisbar. Das geschichtete Plattenepithel erstreckt sich von der Epidermis her über den freien Lidrand auf die konjunktivale Innenfläche des Lides etwa bis zur halben Höhe der MEIBOMSchen Drüsen.

#### Edentaten.

Von Edentaten untersuchte ich zwei Formen, bei denen die Befunde im Aufbau der Lider ziemlich stark voneinander abweichen. Bei *Dasypus novemcinctus* erscheinen die Augenlider als zwei dicke Hautfalten, die an ihrer Außenfläche einer Bedeckung mit Haaren entbehren. Ziemlich schwach entwickelte Wimpern stehen in 3—4 Reihen am freien Rand des oberen Lides, scheinen aber am unteren zu fehlen. Die Cilien sind begleitet von ziemlich ansehnlichen Talgdrüsen und vereinzelt, nicht sehr umfangreichen Schweißdrüsen, die enge, stark gewundene Kanäle darstellen. Auf einem Durchschnitt durch das obere Lid zeigt sich, daß dieses nicht sehr hoch ist. Dasselbe enthält keinen Tarsus und keine MEIBOMSchen Drüsen. An der Innenfläche des Lides ist das geschichtete Plattenepithel mit reichlicher Verhornung vom freien Lidrand her recht weit nach oben hin ausgedehnt und geht dann in das Cylinderepithel der Conjunctiva über. Im Bereich dieses konjunktivalen Cylinderepithels liegen in den oberen Abschnitten des Lides mehrere isolierte Häufchen von Drüsen-substanz vom Charakter der Tränendrüsen, die in der Gegend des

Fornix mit mehreren Ausführungsgängen in den Konjunktivalsack sich öffnen. Die Gruppen von Tränendrüsen bilden eine ansehnliche Drüsenmasse, die sich im oberen Teil des Lides vom medialen Augenwinkel her nach außen bis weit über die Mitte des Lides ausdehnt und am lateralen oder hinteren Augenwinkel fehlt (s. Fig. 6).

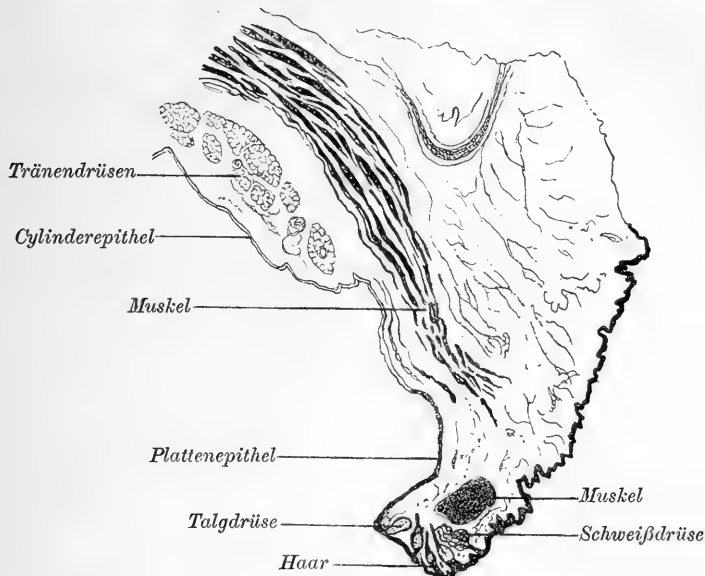


Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen Augenlides von *Dasypus novemcinctus*. Vergr. 1:18.

Auch bei *Manis javanica* sind die kleinen Augenlider an ihrer Außenfläche gar nicht oder jedenfalls nur ganz spärlich mit Haaren bedeckt. Reichlicher finden sich dieselben nur an den Lidrändern und zwar hier in mehreren Reihen, am unteren Lid nach abwärts gerichtet, zahlreicher, aber nicht stärker als am oberen. In Begleitung der Haare konnte ich weder Schweiß- noch Talgdrüsen nachweisen. Schnitte durch das obere Lid zeigen weder einen Tarsus noch MEIBOMsche Drüsen. Ueber die genaue Grenze zwischen Platten- und Cylinderepithel an der Innenfläche des Lides geben die Schnitte wegen des mangelhaften Konservierungszustandes keine ganz zuverlässige Auskunft. Jedenfalls dehnt sich aber vom freien Lidrand her das geschichtete Plattenepithel noch eine ansehnliche Strecke weit auf die Innenfläche des Lides aus. Eine große Tränendrüse findet sich nur am äußeren Augenwinkel. Im übrigen ist die Conjunctiva nicht mit größeren Drüsen in Verbindung.

## Cetaceen.

Die Angaben der meisten Autoren (STANNIUS, 1846; LEYDIG, 1857; LEUCKART, 1876; MILNE-EDWARDS, 1876; WIEDERSHEIM, 1902) lauten dahin, daß den Cetaceen insgesamt MEIBOMSche Drüsen fehlen. Dagegen beschreibt OWEN (1868, p. 260) das

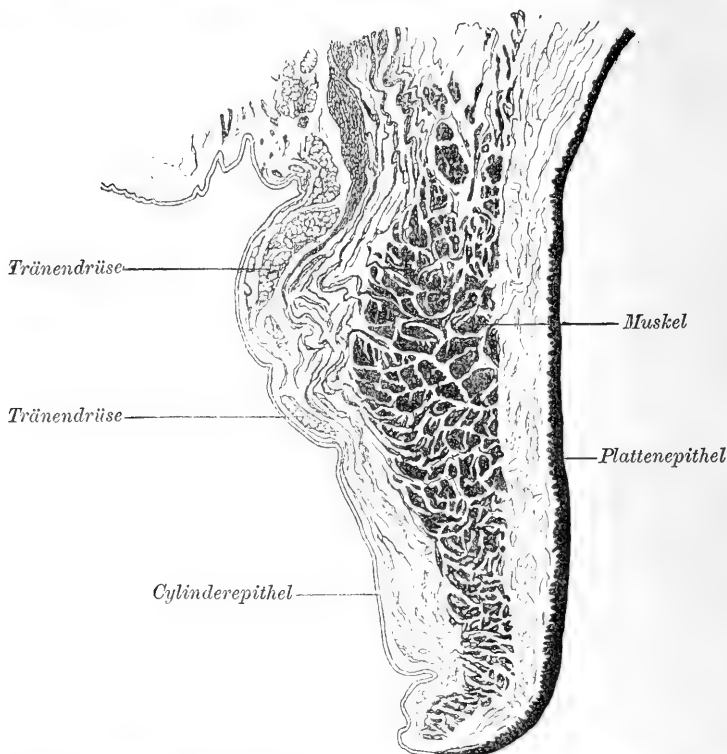


Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen Augenlides eines Delphinfötus. Vergr. 1 : 18.

Vorkommen einer Reihe von MEIBOMSchen Follikeln an der Umschlagsstelle der Conjunctiva palpebrarum zur Bindehaut des Augapfels bei Cetaceen. TARTUFERI (1880, p. 124) fand im Augenlid des Delphins überhaupt keine Drüsen, weder MOLLSche noch MEIBOMSche noch Schweißdrüsen.

Das obere Augenlid eines Delphinfötus (Fig. 7), das ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, entbehrt völlig der Haare und der damit in Verbindung stehenden Drüsen. Ein Tarsus und MEIBOMSche Drüsen sind nicht vorhanden. An der Außenfläche zeigt die Lederhaut sehr zahlreiche Papillen, die Epidermis ist glatt. Das mehrschichtige Plattenepithel der Ober-

haut geht ganz nahe dem freien Lidrand über in das Cylinder-epithel der Conjunctiva, welches die Innenfläche des Lides überkleidet. In der Gegend der Uebergangsfalte liegen ansehnliche Haufen tubulöser Drüsen mit kubisch-cylindrischem Epithel, anscheinend Tränendrüsen, deren Ausführungsgänge in den Konjunktivalsack münden und vielfach tief abwärts reichen an der Innenfläche des Lides gegen den freien Lidrand zu. Sie sind am stärksten entfaltet in der Gegend des äußeren Augenwinkels, nehmen von da nach vorn und innen allmählich ab, fehlen aber am medialen Augenwinkel noch nicht ganz.

### Ungulaten.

Aus der Gruppe der Perissodaktylen ist das Pferd verschiedentlich auf den Bau seiner Augenlider untersucht worden. Die Außenfläche derselben ist mit Haaren bedeckt, die von verhältnismäßig großen Talgdrüsen und Schweißdrüsen begleitet sind. Die Talgdrüsen sollen einer länglichen Traube ähnlich geformt sein, die Schweißdrüsen aus einem engen Schlauch bestehen, dessen blindes Ende knäueelförmig aufgewunden ist. Letztere haben eine besondere Aehnlichkeit mit den Befunden beim Menschen (BLUMBERG, 1867, p. 42). Am freien Lidrand finden sich sehr lange, nach außen gerichtete Wimpern am oberen Lid, nur in geringer Entfaltung am unteren. Nach ZEIS (1835) fehlt ein Tarsus, nach BLUMBERG besteht er aus Bindegewebe und elastischen Fasern. Sowohl im oberen wie im unteren Lid finden sich MEIBOMSche Drüsen, deren Ausführungsgang etwas nach innen gegen den Konjunktivalsack gerichtet ist (vergl. Fig. 8 nach TARTUFERI, 1880, p. 116, 120). Die Drüsen schildert ZEIS (1835, p. 251) ausführlicher und gibt an, daß sie einen weiter entwickelten, vollkommeneren Zustand repräsentieren als beim Menschen, indem sie den Glandulis compositis, deren Ausführungsgang sich in Aeste teilt, zuzurechnen seien. Oben sowohl wie unten sind die zunächst am inneren Augenwinkel gelegenen 5—6 Drüsen ganz unverhältnismäßig groß im Vergleich mit den übrigen, eine Eigentümlichkeit des Pferdes, die ZEIS bei keinem anderen Tiere beobachtete. BLUMBERG fand



Fig. 8. Schema eines senkrechten Schnittes durch die Augenlider eines Pferdes nach TARTUFERI etwas modifiziert.

die Drüsen in der Form ähnlich denen des Hundes. Derselbe Autor gibt an, daß die Tarsalbindehaut von einem mehrfach geschichteten Pflasterepithel bedeckt wird.

Ueber die Befunde bei Artiodaktylen sind ausführlichere Angaben vorhanden, auf Grund deren ich eine Schilderung der Verhältnisse entwerfe. Unter den Suiden ist das Schwein verschiedentlich auf den Bau seiner Augenlider untersucht worden. Diese sind außen mit Haaren (Borsten) besetzt. In den oberen Teil der Haarbälge münden verhältnismäßig kleine Talgdrüsen, welche die Form kurzer, birnförmiger Säckchen besitzen. Die

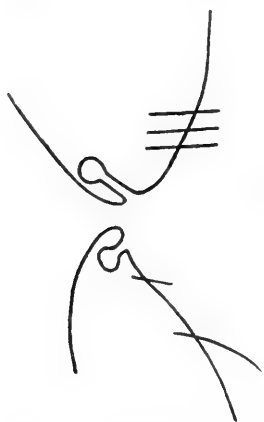


Fig. 9. Schema eines senkrechten Schnittes durch die Augenlider eines Schweines, nach TARTUFERI etwas modifiziert.

Schweißdrüsen dieser Gegend sind verhältnismäßig groß, mit ihrem blinden Ende einen Knäuel bildend. Sie münden entweder an der Hautoberfläche oder in einen Haarbalg. Am freien Lidrand stehen stärker entwickelte Haare, Cilien, in 3—4 Reihen, am unteren Lide kürzer und weniger zahlreich als im oberen. Die Cilien des unteren Lides sind sogar schwächer als die Borsten auf dessen Außenfläche. Auch die Cilien sind von Talgdrüsen begleitet, die anscheinend etwas größer sind als an der Außenfläche (ZEIS, 1835, p. 247; BLUMBERG, 1867, p. 20; OWEN, 1868, p. 260; LEUCKART, 1876; TARTUFERI, 1880, p. 119). Die eigenartige Gestaltung der Lidränder und Stellung der Cilien erhellt

aus Fig. 9 nach TARTUFERI. MEIBOMSche Drüsen sind beim Schwein vorhanden; dieselben sind aber klein und durch ihre Lagerung und Form ausgezeichnet. Sie sind nur wenig größer als die Talgdrüsen der Cilien, nicht viel länger als breit und bestehen aus mehreren Buchtungen, die mit dem gemeinschaftlichen Ausführungsgang direkt kommunizieren. ZEIS sieht darin den niedrigsten und primitivsten Befund von MEIBOMSchen Drüsen, den er an seinem Material beobachten konnte. TARTUFERI bezeichnet sie als rudimentär. Der kurze Ausführungsgang der Drüsen ist mit pigmentierten Zellen ausgekleidet, welche mit den Zellen des Stratum Malpighi der Haut in Zusammenhang stehen. Die Mündung liegt nach BLUMBERG an der hinteren, dem Bulbus zugekehrten Kante des freien Lidrandes, während sie nach TARTUFERI



nach vorn gerichtet ist (siehe Fig. 9). Die Drüsen sollen stets nur in einer Reihe vorkommen, und zwar zählte BLUMBERG im oberen Lide deren etwa 40, im unteren 30–35). Zu dem Tarsus stehen die Drüsen in keinen unmittelbaren Beziehungen, sie sind nicht in denselben eingebettet, sondern liegen in dem Bindegewebe vor diesem, resp. vor dessen unterem Rand (ZEIS, BLUMBERG, TARTUFERI). Ueber den Tarsus des Schweines faßt ZEIS (p. 249) seine Beobachtungen in folgenden Worten zusammen: „Will man an einem Tieraugenlide den in demselben fehlenden Tarsalknorpel künstlich darstellen, so gelingt es an denen des Schweines am leichtesten.“ Der Tarsus des Schweines ist also von dem des Menschen recht verschieden, er ist weniger derb und weniger selbständig, indem er inniger mit dem umgebenden Zellgewebe zusammenhängt. Dicht unter der Conjunctiva gelegen, ragt er nicht bis an den Rand des Augenlides vor. Er ist in beiden Lidern fast gleichmäßig stark entwickelt und an Breite und Dicke geringer ausgebildet als beim Menschen. Nach BLUMBERG ist der dem freien Lidrand parallele Rand des Tarsus geradlinig, der dem Orbitalrand parallele dagegen konvex. Die Substanz des Tarsus bilden breite, feste Bindegewebsfasern, die mit dem umgebenden Bindegewebe in einem so innigen Zusammenhang stehen, daß eine Isolierung durch Maceration ausgeschlossen ist. LEUCKART schildert, daß die MEIBOMschen Drüsen des Schweines nicht in einen sog. Tarsalknorpel eingelagert sind, sondern in einem weichen Bindegewebe liegen, das dem Tarsus vorangeht. Die ganze Tarsalbindehaut, die Ueberkleidung der Innenfläche des Augenlides von der Ausmündungsstelle der MEIBOMschen Drüsen bis zur Uebergangsfalte besteht nach BLUMBERG (p. 25) aus einem mehrschichtigen Plattenepithel, das bis etwa zur Mitte des Tarsalknorpels pigmentiert ist.

Von Wiederkäuern ist besonders das Rind Gegenstand der Untersuchung gewesen (ZEIS, 1835; BLUMBERG, 1867; OWEN, 1868; LEUCKART, 1876; TARTUFERI, 1880). Die Außenfläche der Lider ist von Haaren bedeckt, in deren Bälge Talgdrüsen von der Form birnförmiger, mit Ausbuchtungen versehener Säcke einmünden. Daneben sind Schweißdrüsen vorhanden. Diese bestehen aus einem einfachen Schlauch, dessen blindes Ende nicht gewunden ist, ebensowenig wie der Ausführgang, der in einen Haarbalg einmündet. Am abgerundeten freien Lidrand (s. Fig. 10) stehen Cilien, die, nach OWEN, allen Wiederkäuern im oberen Augenlid zukommen. Beim Rind sind die Cilien im unteren Lid nur

wenig schwächer ausgebildet als im oberen, stehen in 3—4 Reihen und nehmen von der Mitte des Lidrandes nach den beiden Augenwinkeln hin an Stärke ab. Die Talgdrüsen der Wimpern sind stärker und zusammengesetzter gebaut als diejenigen der übrigen Haut. Ueber die Stellung der Cilien gibt Fig. 10 nach TARTUFERI Auskunft. Die MEIBOMschen Drüsen bestehen aus einem Schlauch, der von allen Seiten von länglichen, flaschenförmigen Säckchen umgeben wird. Diese münden teils ineinander, teils in



Fig. 10. Senkrechter Schnitt durch die Augenlider des Rindes, modifiziertes Schema nach TARTUFERI.

den mittleren Schlauch. Der Ausführgang ist kurz. Auf einem zur Lidfläche senkrechten Schnitt zeigt das Bild der MEIBOMschen Drüse Aehnlichkeit mit einem gefiederten Baumblatt, z. B. einer Akazie. „Das blinde Ende der Drüse biegt sich nach der Schleimhautfläche zu und beschreibt einen Bogen“ (BLUMBERG, p. 45). Nach ZEIS (p. 251) sind die MEIBOMschen Drüsen des Rindes wie die des Pferdes vollkommener gebaut als die des Menschen, da ihr Ausführgang sich in Aeste teilt. Sie sollen mit nichts treffender zu vergleichen sein als mit kleinen Bauchspeicheldrüsen. „Man erkennt deutlich den aus Lappen, Läppchen und Körnchen bestehenden Bau. Die Drüsen sind länglich, an allen Stellen gleich breit,

nicht von so lockerer, knäuelartiger Textur wie beim Menschen, sondern in ihren Lappen, Läppchen und Körnchen durch Zellgewebe verbunden. — Die MEIBOMschen Drüsen dieser Klasse sind eine jede genau umschrieben, nie verschmelzen zwei miteinander, so daß sie nur einen gemeinschaftlichen Ausführgang hätten, wie dies beim Menschen so häufig der Fall ist. — Im Verhältnis zu ihrer Dicke sind alle diese Drüsen sehr kurz und bei keinem dieser Tiere so lang wie beim Menschen, auch sind die des unteren Augenlides nicht im geringsten kleiner als die des oberen.“ ZEIS (p. 250) widerspricht ausdrücklich der Beschreibung J. MÜLLERS (1830), daß die MEIBOMschen Drüsen des Kalbes bis zu ihrem blinden Ende einfache Säckchen seien. Die Zahl der MEIBOMschen Drüsen beim Rinde beträgt nach BLUMBERG im oberen Lid ca. 36, im unteren ca. 30. Sie liegen alle in einer Reihe. Ein Tarsus ist nicht vorhanden nach der Ansicht von ZEIS, obgleich der Augenlidrand sich fest und hart anfühlt. Diese

Steifigkeit des Palpebralrandes soll nur durch das Zellgewebe und einigermaßen die MEIBOMschen Drüsen selbst hervorgerufen werden. Dagegen beschreibt BLUMBERG einen Tarsus des Rindes als aus festem, fibrillärem Bindegewebe und elastischen Fasern bestehend. Von anderen Wiederkäuern erwähnt ZEIS, daß die MEIBOMschen Drüsen des Rehes einigermaßen denen des Menschen ähnlich sind. „Die Folliculi liegen hier geradeso wie beim Menschen durch Zwischenräume voneinander getrennt und die ganze Drüse stellt eine lockere Traube dar. Ihr Umfang ist nicht genau umschrieben, sondern (nach einer Bezeichnung der Landschaftsmaler für Baumschlag Ref.), die Drüse ladet oft nach den Rändern zu aus. Zwei Drüsen kommen sich dadurch oft so nahe, daß man nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob das eine Drüsenkörnchen der einen oder der daneben liegenden angehöre —.“ Ein Tarsus läßt sich hier ebenso wenig nachweisen wie beim Hirsch, dessen MEIBOMsche Drüsen im ganzen mehr denen des Rindes gleichen, obgleich auch hier gelegentlich ein Ausladen nach den Rändern vorkommt (ZEIS, p. 251). Die MEIBOMschen Drüsen des Schafes, dem ebenfalls ein Tarsus fehlt, sind noch am ähnlichsten den einfachen Befunden beim Schwein. Sie erschienen öfters als „längliche, sehr dickwandige Körper, in deren Mitte sich eine ziemlich weite Höhle befindet, deren Mündung aber sehr eng ist“, bestehen aber vielleicht auch hier aus Körnchen und Läppchen (ZEIS, p. 249, 250). Ueber die Form des Lidrandes, die Stellung der Cilien und die Lage der MEIBOMschen Drüsen gibt Fig. 11 nach TARTUFERI (1880) Auskunft.

Ueber die Augenlider von Tylopoden ist mir nur die Mitteilung von WIEDERSHEIM (1882) bekannt geworden, daß beim Kamel die MEIBOMschen Drüsen ersetzt sind durch eine große Talgdrüse an der Caruncula lacrymalis.

Bezüglich der Proboscidier beschränke ich mich auf die Angaben einer kürzlich erschienenen Mitteilung von H. VIRCHOW (1903). Das Fehlen MEIBOMscher Drüsen beim Elefanten ist bereits länger bekannt und wird von VIRCHOW bestätigt. Die Augenlider sind nichts anderes als dicke Hautlappen, in denen jede klare Gliederung des Bindegewebes fehlt. Dasselbe wird wohl gegen die Lidränder besonders dicht, aber wie der Tarsus,



Fig. 11. Schema eines senkrechten Schnittes durch die Augenlider des Schafes, nach TARTUFERI etwas modifiziert.

so fehlt auch die lockere centrale Bindegewebsschicht. Wimpern sind nicht vorhanden, der rundliche Lidrand hat nur eine innere, aber keine äußere Lidkante. „Anstatt der fehlenden Wimpern dienen ihm borstenartige Haare, welche an der Außenfläche des oberen Lides bis zu 10 Reihen übereinander stehen. — Diese Borsten sind nasalwärts gewendet, so daß von ihnen vorwiegend der nasale Augenwinkel geschützt wird. Im unteren Lide gibt es entsprechende aber weit schwächere, spärlichere und kürzere Haare.“

### Karnivoren.

Auch über den Bau der Augenlider bei Karnivoren liegen in der Literatur zahlreiche Beobachtungen vor (J. MÜLLER 1830, ZEIS 1835, BLUMBERG 1867, LEUCKART 1876, TARTUFERI 1880). Die Lider des Hundes sind an ihrer Außenfläche von Haaren bedeckt, deren oft zwei und mehr in einem Haarbalg enthalten sind. In letzteren münden gewöhnlich zwei und auch mehr Talgdrüsen ein, von länglicher Form und dem Aussehen einer Traube. Nahe der Oberfläche vereinigt sich mit dem Haarbalg der Ausführungsgang einer Schweißdrüse, deren Drüsenschlauch in der Tiefe knäueelförmig gewunden ist. Am freien Lidrand stehen oben 3—4 Reihen von stärkeren Wimpern, unten fehlen solche (BLUMBERG). Die MEIBOMschen Drüsen besitzen nach J. MÜLLER (1830) die Form einfacher, blind geendigter Follikel, womit die Beobachtungen von ZEIS im ganzen übereinstimmen. Letzterer rechnet sie zu den einfacheren Formen ähnlich denen des Schweines und besonders des Schafes, wobei aber das Vorhandensein von Läppchen nicht ganz ausgeschlossen wird. Dies findet seine Bestätigung durch BLUMBERG, welcher beobachtete, daß die Form der Drüsen ähnlich ist „einer Traube mit dem Unterschiede, daß die Beeren unmittelbar untereinander verschmolzen sind und nicht durch enge Ausführungsgänge wie durch Stielchen untereinander zusammenhängen“. Der Ausführungsgang ist kurz und mündet an der hinteren Kante des freien Lidrandes. BLUMBERG fand oben 36, unten 30 Drüsen. Dieselben sind eingebettet in das Bindegewebe des Tarsus, von dem BLUMBERG angibt, er werde nicht durch eine feste Scheibe gebildet wie beim Schwein, sondern bestehe „aus breiten, mit elastischen Fasern vermischten Bindegewebsbündeln, die sich vielfach durchkreuzen und miteinander verweben, meist jedoch in horizontaler Richtung verlaufen. Das Augenlid ist sehr weich —“. Diese Schilderung widerspricht nicht der Auffassung von ZEIS und LEUCKART, daß beim Hund ein Tarsus fehle. Die tarsale Bindehaut ist nach BLUMBERG von einem mehrschichtigen Plattenepithel überzogen.

Ich finde auf Schnitten durch die noch verklebten Augenlider eines neugeborenen Hundes keinen Tarsus. Die MEIBOMSchen Drüsen sind noch sehr wenig entfaltet und erscheinen als relativ kurze, dicke, mit ganz geringen seitlichen Ausbuchtungen versehene solide Epithelzapfen, die einige Aehnlichkeit mit einer Haaranlage haben und deren zentrale Zellen im proximalen Abschnitt nahe der Mündung zu verfetten beginnen. An der Innenfläche dehnt sich das mehrschichtige Plattenepithel nur eine kurze Strecke jenseits des freien Lidrandes aus.

Beim erwachsenen Hund sind die MEIBOMSchen Drüsen ziemlich ansehnlich. Sie bestehen aus einem nicht sehr weiten Ausführungsgang, in welchen aus mehreren Läppchen zusammengesetzte Talgdrüsensäckchen direkt, ohne Vermittelung eines eigenen Ganges, ausmünden. Eine gegen das Stroma des Augenlides nicht scharf abgegrenzte schmale Zone dichteren Bindegewebes liefert eine Hülle für die MEIBOMSchen Drüsen. Das mehrschichtige Plattenepithel dehnt sich an der konjunktivalen Fläche des Lides vom freien Lidrand her bis mindestens zur halben Höhe der MEIBOMSchen Drüsen aus.

Bei *Canis vulpes* sind nach meinen Beobachtungen auf der Außenfläche der Lider nur spärliche Haare vorhanden, deren Balg sich Talgdrüsen und stark geknäuelte enge Schweißdrüsen anschließen. Am freien Lidrand stehen in mehreren Reihen stärker entwickelte Wimperhaare mit umfangreichen Talgdrüsen und modifizierten Schweißdrüsen in der Form von außerordentlich weiten, kurzen, einfachen Säcken oder Schläuchen. Die MEIBOMSchen Drüsen besitzen einen ziemlich engen Ausführungsgang, dessen Mündung etwas nach innen gegen den Augenvulbus gerichtet ist. Die Talgdrüsensäckchen sitzen direkt oder durch Vermittelung vereinzelter kurzer Seitenästchen dem Ausführungsgang an. Die Differenzierung eines Tarsus fehlt. An der Innenfläche der Lider reicht unten das Plattenepithel etwa bis zur halben Höhe der MEIBOMSchen Drüsen, oben besitzt es eine etwas geringere Ausdehnung.

Die äußere Haarbedeckung der Augenlider der Katze hört ca. 1 mm vom freien Lidrande auf, so daß also hier Cilien fehlen (BLUMBERG, LEUCKART). Dagegen kommen nach TARTUFERI (p. 111) doch Cilien am oberen Lide vor, während sie am unteren rudimentär sind und durch feinste Härchen dargestellt werden, die nicht wie in der übrigen Haut des Lides zu isolierten Büscheln zusammengefaßt sind. An den Haarfollikeln hängen Talgdrüsen als kleine Säckchen. Ebenda münden enge Schweißdrüsenschläuche, deren blindes Ende in der Tiefe eine Schlangenwindung macht

und die ohne Windungen neben einem Haarfollikel zur Oberfläche ziehen. Die MEIBOMschen Drüsen gehören nach ZEIS zu den komplizierteren Formen wie die des Rindes. BLUMBERG findet sie denen des Menschen ähnlich, bestehend aus einem Gang mit zahlreichen traubenförmigen Anhängen. Er fand oben 35, unten 27. Ein Tarsus fehlt nach der Ansicht von ZEIS, BLUMBERG gibt nur kurz an, derselbe bestehe aus festem, von elastischen Fasern durchsetztem Bindegewebe. In der Tarsalbindehaut, deren Oberfläche von mehrschichtigem Plattenepithel gebildet wird, beschreibt BLUMBERG „Einstülpungen, welche teils senkrecht, teils geneigt zur Oberfläche stehen und von einem regelmäßigen Cylinderepithel ausgekleidet werden“ Er deutet diese Gebilde nicht als Drüsen, sondern nur als Vertiefungen der Schleimhaut.

ZEIS hat ferner noch untersucht den Iltis und Dachs. Bei beiden fehlt ein Tarsus. Die MEIBOMschen Drüsen des ersteren gleichen in ihrem geringen Umfang und einfachen Gestaltung am allermeisten denen des Schweines, während die des Dachses einen etwas vollkommeneren Zustand repräsentieren und mit denen des Schafes in eine Linie zu stellen sind.

#### **Pinnipedier.**

Zwei Exemplare von *Phoca vitulina*, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, nämlich ein Fötus, dessen Lidränder noch verklebt waren, und ein ausgewachsenes Tier, zeigen im ganzen übereinstimmende Befunde. Auf der Außenfläche der sehr hohen und dünnen Lider stehen sehr zahlreiche Haargruppen dicht nebeneinander. Diese nehmen gegen den freien Lidrand hin an Zahl immer mehr ab und verschwinden schließlich ganz, so daß eine schmale, haarfreie, pigmentierte Zone die Augenspalte umzieht. Wimpern fehlen demnach. Die Haargruppen stehen in Verbindung mit mehreren kleinen Talgdrüsensäckchen und einem einfachen, ziemlich weiten, wenig gewundenen Schweißdrüsenschlauch. Außerdem fehlen alle Drüsen. Ich beobachtete weder Tränenrdrüsen noch MEIBOMsche Drüsen, noch eine Vergrößerung der Hautdrüsen gegen den freien Lidrand. Von einem Tarsus ist nichts zu sehen. Das gilt sowohl für das untere wie für das obere Lid. An der Innenfläche der Lider dehnt sich das geschichtete Cylinderepithel der Conjunctiva bis zum freien Lidrand aus und das Aussehen eines Querschnittes durch die Lider stimmt, abgesehen von der Haarbedeckung, in sehr auffälliger Weise mit den Befunden beim Delphin überein.

### Nager.

Ueber die Befunde an den Augenlidern der Nager gibt ebenfalls die Literatur einige Auskunft (ZEIS 1835, BLUMBERG 1867, TARTUFERI 1880). Ueberall fehlen anscheinend die Schweißdrüsen in Begleitung der Haare, welche die Außenfläche der Lider bedecken. Beim Kaninchen finden sich am freien Lidrand Cilien in 3—4 Reihen. Dieselben sind oben länger und zahlreicher als unten (BLUMBERG). Sie werden von kleinen Talgdrüsen begleitet (TARTUFERI, p. 124). Die MEIBOMSchen Drüsen sind ansehnlich und gehören zu den komplizierteren Formen, bestehen aus Schläuchen, denen Drüsenlappen anhängen und gleichen denen des Menschen und des Rehes (ZEIS, BLUMBERG, TARTUFERI). Ihre Zahl beträgt oben 46, unten 40 (BLUMBERG). Während nach der Ansicht von ZEIS ein Tarsus fehlt, schildert denselben BLUMBERG als bestehend aus breiten, in horizontaler Richtung verlaufenden Bindegewebsfasern. Ein mehrschichtiges Plattenepithel bildet die Oberfläche der tarsalen Bindehaut (BLUMBERG).

Auch in den Augenlidern des Hasen ist kein Tarsus vorhanden. Die MEIBOMSchen Drüsen gleichen in ihrer Form denen des Rehes und des Menschen (ZEIS, p. 250). In der inneren Hälfte des unteren Lides soll der Rand etwas umgekehrt und die überkleidende Schleimhaut reich an kleinsten Schlauchdrüsen sein (TARTUFERI nach CIACCIO). Bei der Ratte sind die MEIBOMSchen Drüsen relativ sehr groß (TARTUFERI, p. 123).

### Insektivoren.

In den noch verklebten Augenlidern eines jungen Igels (Fig. 12) von 10 cm ganzer Länge fallen neben Haaranlagen nur sehr stark entwickelte weite Schweißdrüsenschläuche auf. An der Innenfläche scheint das mehrschichtige Plattenepithel nicht weit entfernt vom freien Lidrand in das cylindrische Epithel der Conjunctiva überzugehen. Der Konservierungszustand des Präparates erlaubt keinen ganz sicheren Entscheid. Bei mehreren Exemplaren vom erwachsenen Igel (Fig. 13) finde ich auf der Außenfläche der niedrigen, dicken und plumpen Lider nicht sehr dicht stehende Haare, und zwar vereinzelte stärkere neben schwächeren. Wimperhaare sind nicht deutlich gesondert. Die Haare werden begleitet von ziemlich ansehnlichen Talgdrüsen und vereinzelt, nicht sehr umfangreichen, geknäuelten Schweißdrüsen, deren Hohlraum meist nicht so weit erscheint wie beim jungen Tier. Talgdrüsen und Schweißdrüsen nehmen an Umfang zu gegen den

freien Lidrand, überall aber überwiegen die Talgdrüsen bedeutend an Größe. Das Uebergewicht der Schweißdrüsen beim jungen, der Talgdrüsen beim erwachsenen Tier ist sehr auffällig und wohl nicht bloß durch die phylogenetische Reihenfolge, sondern auch durch eine besondere Funktion der Knäueldrüsen in den jüngeren

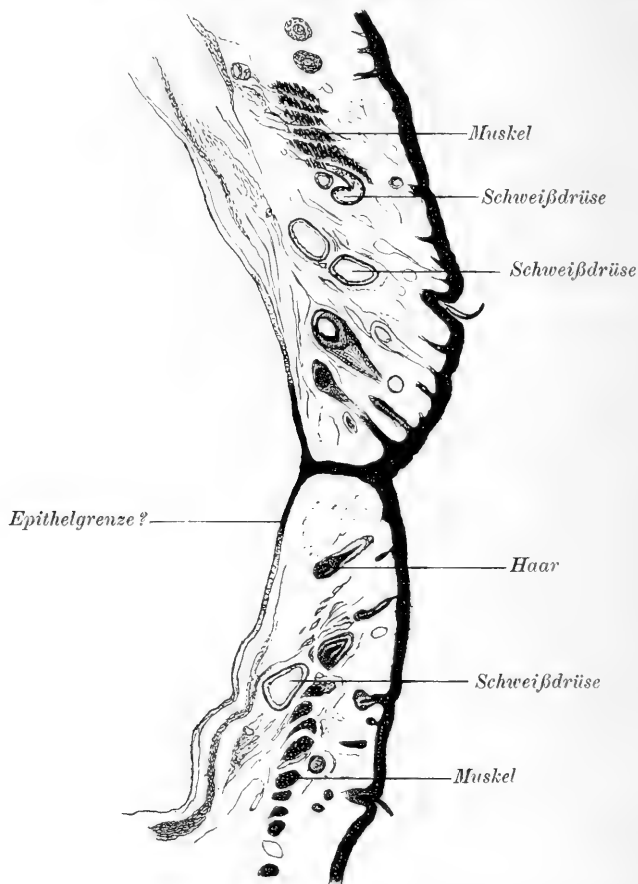


Fig. 12. Senkrechter Schnitt durch die Mitte der Augenlider eines jungen Igels. Vergr. 36 : 1.

Stadien erklärbar. In dem Stroma der Lider liegen sehr stark entwickelte Talgdrüsenlappen, die in sehr weite sackförmige Hohlräume einmünden und als mächtig ausgebildete MEIBOMSCHE Drüsen erscheinen. Der Verfolg der Serie ergibt aber ein anderes Verhalten. Die weiten Säcke, die von einem nur aus wenigen Schichten bestehenden Plattenepithel ausgekleidet sind, stehen durch kürzere und engere Seitenäste in Verbindung mit den



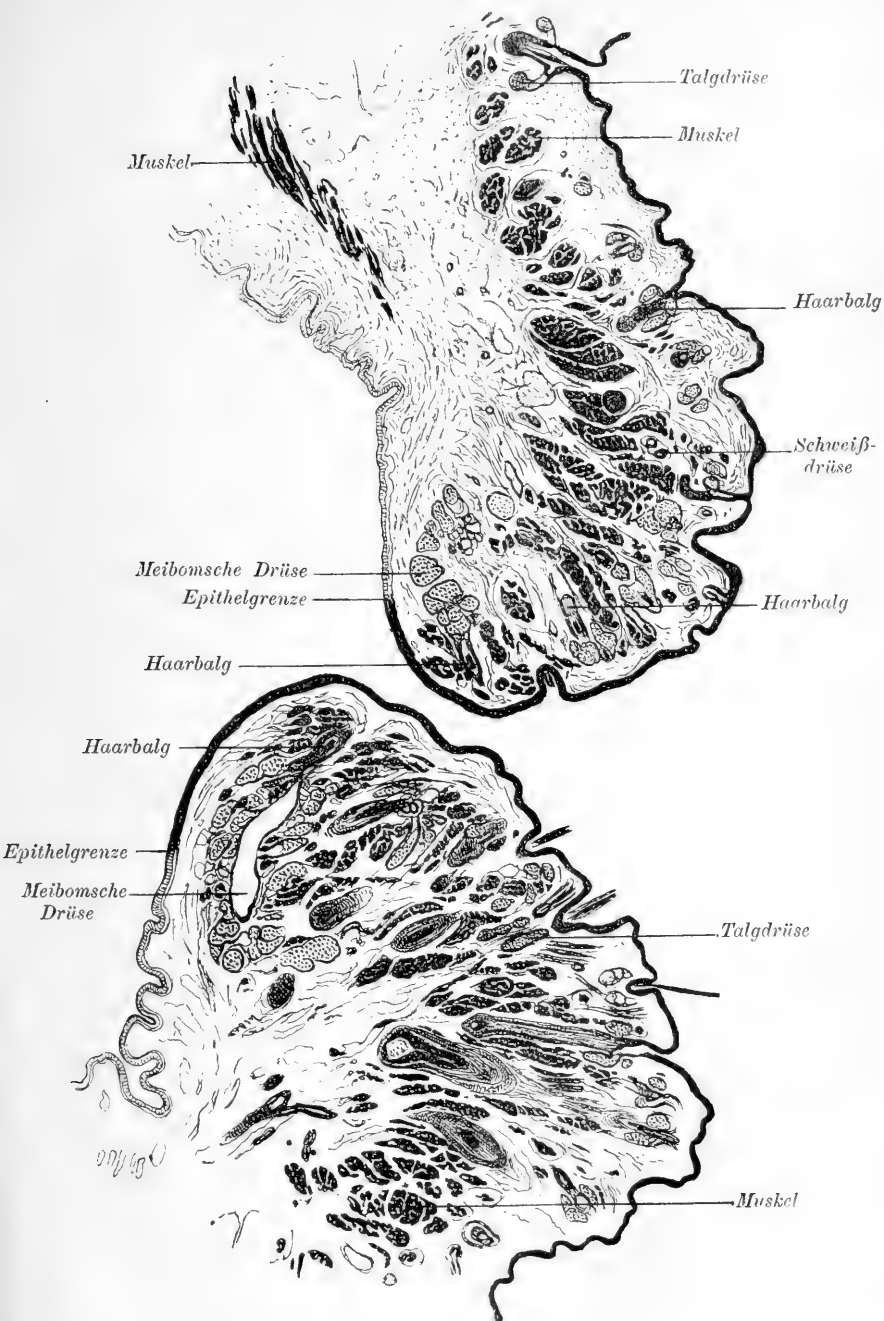


Fig. 13. Senkrechter Schnitt durch die Mitte der beiden Augenlider von Erinaceus. Vergr. 27 : 1.

eigentlichen Talgdrüsenläppchen. Bisweilen sieht man, daß mehrere solcher großen Säcke sich untereinander vereinigen, dann verengt sich das Lumen und das Gebilde mündet in den Balg eines der Haare, welche die Lidöffnung umgeben. Dadurch münden diese mächtigen Talgdrüsenkonvolute nach außen hin resp. nach dem freien Lidrand zu, je nachdem das zugehörige Haar näher oder entfernter dem abgerundeten freien Lidrand steht, keinesfalls aber nach innen gegen den Konjunktivalsack. Eine gesonderte, als Tarsus zu bezeichnende derbe Bindegewebsplatte fehlt. Dagegen beobachtete ich sowohl im oberen wie im unteren Lid je ein kleines Knorpelplättchen auf Serienschnitten durch die nasale Hälfte der Lider. Die Plättchen bestehen aus einem sehr zellreichen Knorpel. Das Gebilde des oberen Lides ist etwa  $350\ \mu$  lang, beginnt spitz, verbreitert sich dann rasch und läuft wieder in zwei stumpfe Ecken aus. Seine größte Höhe beträgt  $450\ \mu$ , seine größte Dicke  $70\ \mu$ . Seine Lage entspricht etwa der Mitte der Höhe der Talgdrüsenmassen. Das Plättchen des unteren Lides ist ähnlich gestaltet, aber nur nach einer Seite spitz, etwas länger, aber niedriger als das obere. An der Innenfläche der Lider trifft sich das mehrschichtige Plattenepithel vom freien Lidrand her bis gegen die halbe Höhe der Talgdrüsenmassen ausgedehnt.

Von einem zweiten Vertreter der Insektivoren, von *Centetes ecaudatus* (Fig. 14), standen mir zwei Exemplare zur Untersuchung zur Verfügung. Auf der Außenfläche der Lider sind spärliche Haare vorhanden, die bis dicht an den abgerundeten freien Lidrand heranreichen. Durch ihre Stärke und Anordnung hervortretende Wimperhaare sind nicht nachzuweisen. Die Haare werden begleitet von kleinen Talg- und ansehnlicheren Schweißdrüsen. Die Lider sind sehr plump, dick und relativ niedrig. In ihrem Stroma ist keine als Tarsus zu deutende Differenzierung nachweisbar. Die ganze Innenfläche der Lider wird bis zur Uebergangsfalte von mehrschichtigem Plattenepithel überzogen. Als MEIBOMSCHE Drüsen zu deutende Gruppen von Talgdrüsen haben eine ganz besondere Form und Lage. Es sind vielfach gelappte Talgdrüsenmassen, deren kurzer weiter Ausführgang oben und unten in der Gegend der Uebergangsfalte ausmündet und zwar bald im Bereich des mehrschichtigen Plattenepithels, bald auch in dem des Cylinderepithels. An einem Präparat konnte ich beobachten, daß das mit einem deutlichen Kutikularsaum versehene Cylinderepithel der Conjunctiva einen Teil der Wandungen des Ausführganges überkleidet. Bisweilen liegen auch die Mündungen zweier großer Talg-

drüsenkomplexe dicht nebeneinander, so daß es sich nicht immer um nur eine einfache Reihe solcher Drüsen zu handeln scheint, wobei ich allerdings die Möglichkeit eines nicht genau senkrechten, also Schrägschnittes durch das Augenlid zugeben muß.

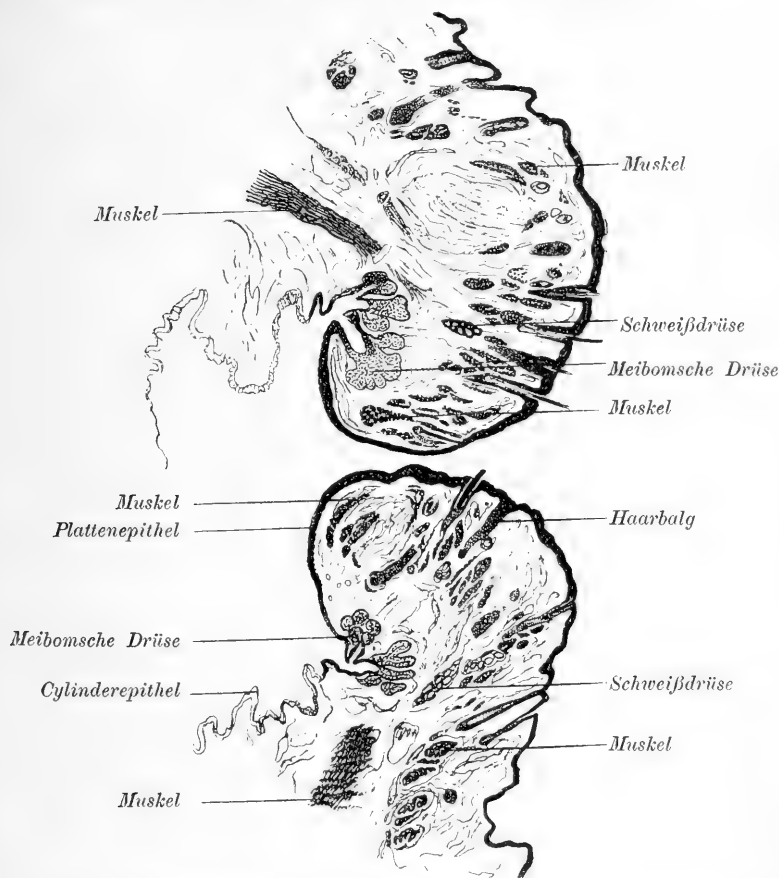


Fig. 14. Senkrechter Schnitt durch die Mitte der Augenlider von *Centetes ecaudatus*. Vergr. 18 : 1.

### Chiropteren.

*Vespertilio murinus* hat einen abgerundeten freien Lidrand, an dem oben 3—4, unten 2 Reihen von Wimpern stehen. In einiger Entfernung vom Lidrand münden die MEIBOMSchen Drüsen auf der konjunktivalen Oberfläche des Lides (TARTUFERI 1880).

Auf Schnitten durch das obere Augenlid eines *Pteropus marginatus* (Fig. 15), das ich untersuchen konnte, fand ich die ganze

Außenfläche des Lides mit zahlreichen feinen Haaren bedeckt, die bis an den freien Lidrand heranreichen und von denen keine als Wimpern sich besonders hervorheben. Die Haare sind begleitet von stark ausgebildeten Talgdrüsen, dagegen fehlen Schweißdrüsen. MEIBOMSche Drüsen sind in einer einfachen Reihe vorhanden und münden nicht auf der konjunktivalen Oberfläche des Lides wie bei *Vespertilio*, sondern auf der Höhe des freien Lidrandes. Sie bestehen aus zahlreichen Talgdrüsensäckchen, die direkt in einen langen, geraden Ausführngang einmünden, den sie ringsum umgeben.



Fig. 15. Senkrechter Schnitt durch die Mitte des oberen Augenlides von *Pteropus marginatus*. Vergr. 36 : 1.

Der Hauptausführgang ist nahe seiner Mündung ziemlich weit und verengt sich nach seinem entgegengesetzten Ende, wobei er sich in wenige große Aeste teilt. Ein Tarsus ist nicht nachweisbar. Geschichtetes Plattenepithel findet sich auf der Innenfläche des Lides jedenfalls noch in beträchtlicher Ausdehnung. Eine scharfe Grenze gegen das Cylinderepithel der Conjunctiva läßt sich nicht nachweisen wegen der sehr starken Pigmentierung des Epithels, die weit gegen die Umschlagsfalte heranreicht und sich nicht auf das geschichtete Plattenepithel zu beschränken scheint.

**Prosimier.**

Unter den Halbaffen stimmt *Galeopithecus volans* (Fig. 16), von dem ich ein jugendliches Exemplar untersuchte, auch in der Gestaltung seiner Augenlider sehr mit den Befunden bei Chiropteren überein. Die Außenfläche des Lides ist bedeckt von zahlreichen feinen Haaren, die von kleinen einfachen Talgdrüsen und eben solchen wenig gewundenen Schweißdrüsen begleitet werden. Am freien Lidrand finden sich vereinzelte kräftigere und längere Wimperhaare, die offenbar unten stärker entwickelt sind. Hier zeigten die Schnitte auch nahe dem freien Lidrand ein Sinushaar. In die Substanz der Augenlider sind oben und unten MEIBOMSche Drüsen eingebettet. Diese kann man ihrer Form nach zwischen die Befunde bei *Macropus* und *Dasyurus* stellen. Ein mäßig weiter Sack, der mit verengter Mündung auf der Höhe des abgerundeten freien Lidrandes mehr nach vorn, d. h. außen zu sich öffnet, wird umgeben von Talgdrüsenmassen. Diese zerfallen in deutlichere Läppchen als bei *Dasyurus* kenntlich waren und deren Zahl ist viel beträchtlicher als bei *Macropus*. Eine als Tarsus zu bezeichnende bindegewebige Differenzierung fehlt durchaus. Das mehrschichtige Plattenepithel dehnt sich am oberen Lid nur wenig nach innen über den freien Lidrand aus, während es unten bis zur halben Höhe der MEIBOMSchen Drüsen reicht.



Fig. 16. Senkrechter Schnitt durch die Mitte der Augenlider von *Galeopithecus volans*. Schematisch.

Bei *Lemur albifrons* (Fig. 17) stehen auf der Außenseite der Lider nur wenige Haare, begleitet von ziemlich großen Talgdrüsen und unansehnlichen Schweißdrüsen. Am freien Lidrand finden sich dicht nebeneinander stärkere und feinere Wimperhaare in mehreren Reihen. MEIBOMSche Drüsen sind vorhanden. Sie erscheinen als kompliziertere Formen, deren nicht sehr weiter Hohlraum zahlreiche feine Seitenästchen besitzt, an welche die eigentlichen Drüsenläppchen sich anschließen. Die gesamte MEIBOMSche Drüsen-

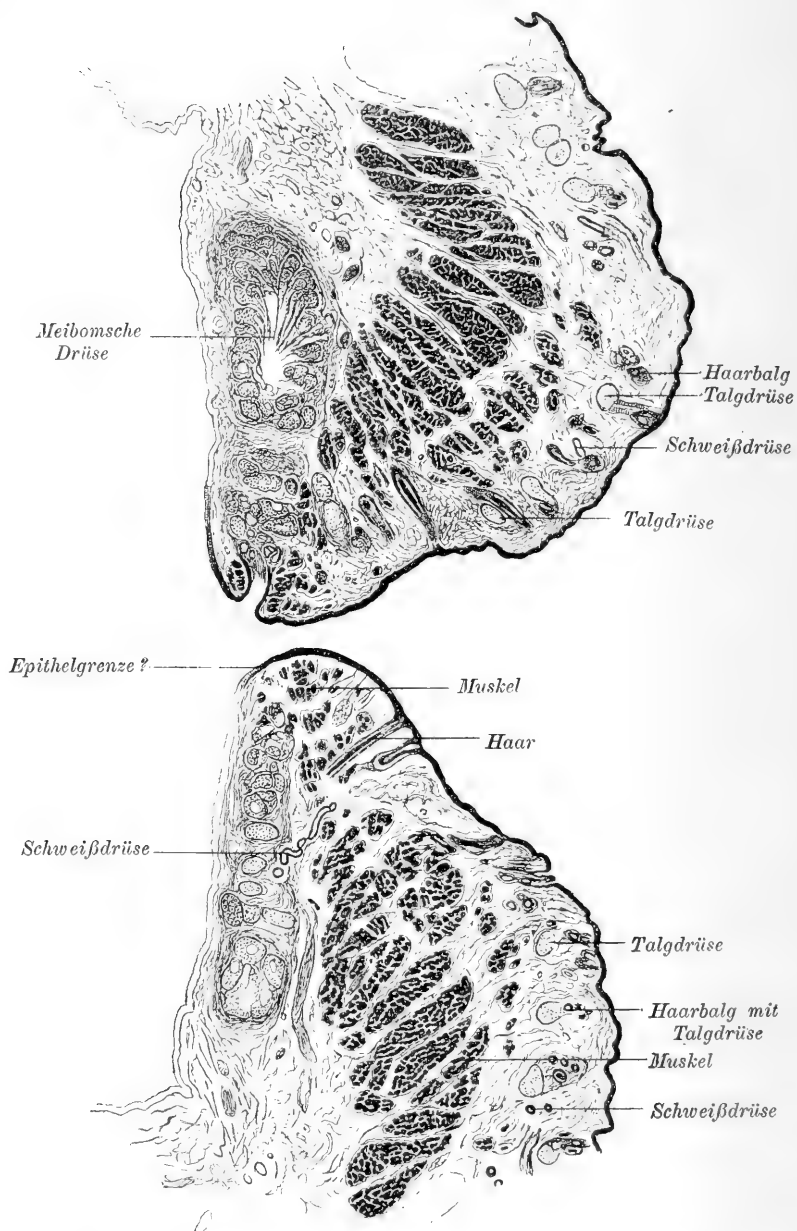


Fig. 17. Senkrechter Schnitt durch die Mitte der Augenlider von Lemur albifrons. Vergr. 23 : 1.

masse wird umschlossen von einer derben, aber schmalen Bindegewebshülle, die einem Tarsus wohl vergleichbar erscheint, sich aber von diesem durch ihre geringe Breite und Selbständigkeit unterscheidet. Diese Differenzierung ist oben wie unten übereinstimmend ausgebildet. Das geschichtete Plattenepithel ist anscheinend nicht weit über den freien Lidrand nach der Innenfläche hin ausgedehnt. Der Konservierungszustand des Präparates gestattet darüber keine ganz bestimmte Aussage (s. Fig. 17).

### Affen.

OWEN (1868, p. 261) gibt an, daß im Gegensatz zu den meisten niederen Säugern beim Menschen und den Quadrumanen das obere Augenlid das größere und beweglichere ist. Beide Lider sind ausgestattet mit Cilien und MEIBOMschen Drüsen. Ebenso ist in beiden Lidern das fibröse Gewebe umgewandelt in einen Tarsus, der im oberen Lid größer sich darstellt, aber auch im unteren noch ansehnlicher ist als in beiden Lidern der Quadrupeden. Dagegen fehlt nach H. VIRCHOW (1903, p. 342) den Affen ein Tarsus im oberen Lid.

Mir standen zur Untersuchung Stücke aus dem oberen und unteren Augenlid eines *Cynocephalus hamadryas* zur Verfügung, die ich bereits vor einigen Jahren durch die Freundlichkeit meines Freundes Dr. ERNST SCHWALBE in Heidelberg in ausgezeichnetem Konservierungszustand erhielt. Hier finde ich einen ziemlich deutlich abgesetzten Tarsus von ansehnlicher Ausdehnung sowohl im oberen wie im unteren Lid. In den Tarsus sind die MEIBOMschen Drüsen eingebettet, die zu den komplizierten Formen gehören, indem in den zentral gelegenen Ausführgang nicht nur direkt, sondern auch durch Vermittelung kurzer Seitenästchen einfache und zusammengesetzte traubige Drüsenlappen einmünden. Die Ausführgänge öffnen sich nach innen gegen den Bulbus zu (unteres Lid) resp. nach unten (oberes Lid) an der hinteren Grenze des abgerundeten freien Lidrandes. In derselben Gegend, etwas weiter nach innen, liegt die Grenze zwischen geschichtetem Plattenepithel und Cylinderepithel der Conjunctiva. Die Außenfläche der Lider entbehrt der Haare. Dagegen stehen am Lidrand mehrere Reihen von Wimpern, begleitet von ansehnlichen Talgdrüsen und sehr weiten kurzen, nicht geknäuelten Schweißdrüsen.

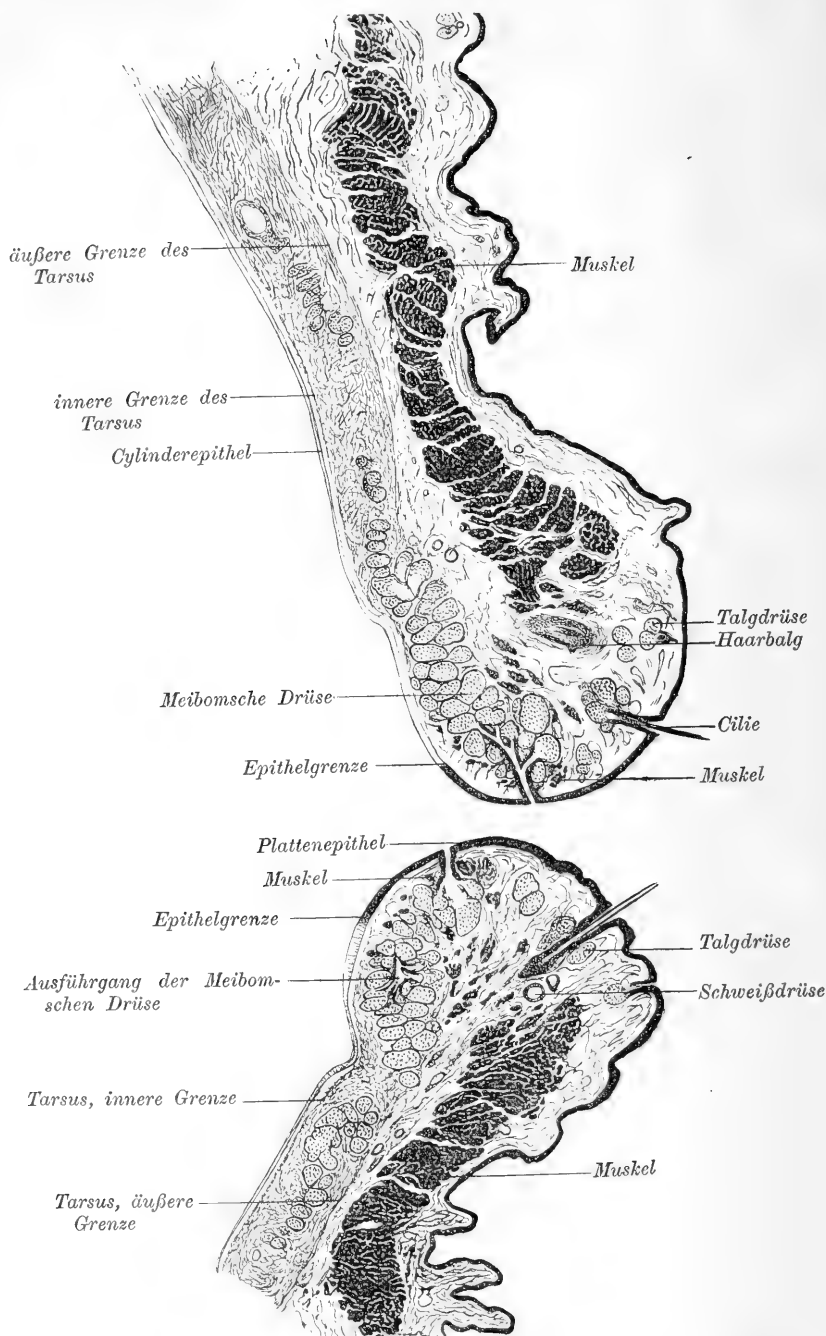


Fig. 18. Senkrechter Schnitt durch die Augenlider von *Cynocephalus hamadryas*. Vergr. 20 : 1.



### Vergleichung und Beurteilung der Befunde.

Vier Punkte, die für die Morphologie der Augenlider der Säuger besonders bedeutungsvoll erscheinen, erfordern eine eingehendere Besprechung. Diese vier Punkte betreffen: 1) die Form der Lider, 2) die Ausdehnung des Cylinderepithels und des mehrschichtigen Plattenepithels an der Innenfläche der Lider, 3) die Verbreitung und Form der MEIBOMschen Drüsen, 4) die Verbreitung und Aufbau eines Tarsus.

Was zuerst die Form der Augenlider betrifft, so beobachten wir, daß bei einer Reihe von Tieren die Augenlider als plumpe, niedrige, dicke Hautwülste erscheinen. Das ist der Fall bei Ornithorhynchus, Echidna, Dasypus, Manis, Erinaceus, Centetes, Elephas. Bei allen übrigen untersuchten Arten stellen sich die Lider dar als dünnere, schlankere, höhere Hautfalten.

Die Ausdehnung des mehrschichtigen Plattenepithels auf der Innenfläche der Lider, bezüglich deren Beurteilung ich mich an meine eigenen Befunde halte, wechselt innerhalb weiter Grenzen. Eine weite Verbreitung des mehrschichtigen Plattenepithels im Bereich der Conjunctiva palpebrarum findet sich bei Echidna, Dasypus, Manis und Centetes, in geringerer Ausdehnung bei Ornithorhynchus, Erinaceus, den Beutlern, Hund, Fuchs, Pteropus, Galeopithecus und Lemur, noch weniger bei Cynocephalus und fehlt gänzlich beim Delphin und Seehund.

Die MEIBOMschen Drüsen fehlen gänzlich bei Ornithorhynchus (?), Echidna, Dasypus, Manis, Delphin, Seehund, Elefant und Kamel. Alle übrigen untersuchten Arten sind mit MEIBOMschen Drüsen ausgestattet, aber in sehr verschiedener Form. Eine ganz besondere Stellung nehmen die beiden Vertreter der Insektivoren in dieser Beziehung ein. Bei Centetes werden die MEIBOMschen Drüsen repräsentiert durch eine Gruppe mächtiger gelappter Talgdrüsen, die an der Innenfläche der Lider, weit entfernt vom freien Rand in der Nähe des Fornix ausmünden. Erinaceus besitzt sehr ansehnliche Talgdrüsenmassen, die einem weiten, sackförmigen Ausführungsgang ringsum anhängen, die sich aber von den gewöhnlichen MEIBOMschen Drüsen dadurch wesentlich unterscheiden, daß ihr Ausführungsgang einem Haarbalg sich anschließt. Alle übrigen MEIBOMschen Drüsen sind ohne Beziehungen zu Haaren, zeigen aber mannigfache Unterschiede in ihrer feineren Struktur und in ihrer Lage. Ueberall fand ich einen weiteren oder engeren, oft sackförmigen Hohlraum als Zentrum, diesem

sitzen außen Talgdrüsenläppchen an, entweder direkt oder durch Vermittelung eines besonderen hohlen, kurzen und engen Verbindungsganges. Die Drüsenläppchen sind einfach kugelig oder gelappt, sie sind spärlich, wie bei *Macropus*, oder sehr zahlreich, sie sind deutlich voneinander gesondert, oder ganz dicht aneinander gedrängt und untereinander innig verbunden, so daß die ganze innere Oberfläche des Sackes den Charakter eines Talgdrüsen-epithels zeigt, wie bei *Dasyurus*.

Ein Tarsus endlich ist unter den Säugetieren sehr gering verbreitet. In deutlicher selbständiger Ausbildung fand ich ihn nur bei *Cynocephalus*, in Form einer derben bindegewebigen Umhüllung der MEIBOMSchen Drüsen scheint er vorgebildet bei Lemur, Hund und *Dasyurus*. Wenig selbständige Differenzierungen des Bindegewebes der Lider, die keine näheren Beziehungen zu den MEIBOMSchen Drüsen besitzen, wurden konstatiert bei *Echidna* nur im unteren Lid und oben wie unten beim Schwein.

Was lehren uns nun diese Befunde bezüglich der Morphologie der Augenlider der Säuger? Die plumpe, dicke, niedrige Form der Augenlider sehen wir als einen primitiven Zustand an, aus dem die schlankeren, dünneren und höheren Formen sich entwickelt haben. Es ist bekannt (GEGENBAUR, 1901, p. 30), daß erst bei den Säugern Wangen und Lippen als Faltungen des Integuments zu deutlicherer Ausbildung kommen im Anschluß an eine fortschreitende Differenzierung und Vervollkommnung der Gesichtsmuskulatur. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß derselbe Gesichtspunkt auch für die Entwicklung der Augenlider der Säuger von grundlegender Bedeutung ist. Weitere Begründung dieser Auffassung müßte ein näheres Studium der Muskulatur der Lider bringen. Anfänge von Lidern finden sich bereits bei niederen Formen. Diese erhalten bei Säugern in aufsteigender Reihe einen Zuwachs, der aus zunächst plumpen Integumentfalten mit fortschreitender Differenzierung der Muskulatur entsteht. Für diese Anschauung ist auch die weite Ausdehnung des mehrschichtigen Plattenepithels von Bedeutung. Es ist auffällig, daß bei denjenigen Tieren, deren Augenlider plump und niedrig sind, auch das mehrschichtige Plattenepithel der Oberhaut ziemlich weit an der Innenfläche der Lider sich ausdehnt. Auch dies erscheint mir als ein primitiver Befund, wenn auch die Grenze zwischen Cylinderepithel und Plattenepithel keine ganz scharfe und konstante ist und Verschiebungen zwischen den beiden Gebieten vorkommen mögen, wie das ja auch aus dem sehr wechselnden Verhalten der

Ausdehnung des Plattenepithels beim Menschen hervorgeht. Die Augenlider der wasserbewohnenden Anamnier sind von dem cuticulatragenden Cyliinderepithel bedeckt, das auch noch bei Amnioten auf einer gewissen Strecke sich erhält und weiter sich ausdehnt. Der Zuwachs, den die Augenlider bei den Amnioten erfahren, muß auch an der Innenfläche so gut wie außen mehrschichtiges Plattenepithel getragen haben, da er aus einer Hautfalte hervorgeht. Dieses ursprüngliche Verhalten hat sich bei niederen Formen der Säuger erhalten, während bei höheren das Cyliinderepithel das Plattenepithel mehr und mehr verdrängt. Als eine Anpassung an das Wasserleben ist es aufzufassen, wenn nur bei 2 derartig divergenten Arten, wie *Delphinus* und *Phoca*, eine Uebereinstimmung darin besteht, daß das Cyliinderepithel bis an den freien Lidrand sich ausdehnt. Auf derselben Ursache beruht wohl auch die relativ geringe Ausdehnung des Plattenepithels bei *Ornithorhynchus*, dessen Augenlider im übrigen auf einem niedrigen Zustand der Entwicklung stehen.

Wir nehmen also an, daß an den Lidern der Säuger ein ältester Abschnitt innen Cyliinderepithel trug. Dieser rührt von den Fischen und Amphibien her. Ein Zuwachs, der von landlebenden Protamnien und niedrigen Säugern durch Ausbreitung der Muskulatur erworben wurde, muß auch an seiner Innenfläche ursprünglich mehrschichtiges Plattenepithel und auf eine gewisse Strecke sogar Haare und Hautdrüsen getragen haben. Von diesen Abkömmlingen der Epidermis haben sich nur die Talgdrüsen erhalten und weiter ausgebildet zu MEIBOMschen Drüsen. Zur Begründung dieser Ansicht sind die Befunde bei *Centetes* und *Erinaceus* von größter Bedeutung. *Centetes* ist die einzige Form, bei der sich in ausgesprochenem Maße Talgdrüsen an der Innenfläche der Lider erhalten haben; in geringerem Grade ist dasselbe der Fall bei denjenigen Tieren, deren MEIBOMsche Drüsen nach innen in den Konjunktivalsack münden. Daß die MEIBOMschen Drüsen ursprünglich mit Haaren in Zusammenhang stehen, wird durch das Verhalten bei *Erinaceus* bewiesen. Das Zugrundegehen der Haare und die stärkere Ausbildung der Talgdrüsen an der Innenfläche der sich vergrößernden Lidfalten ist verständlich aus dem Gleiten des Lides auf der Oberfläche des Bulbus und dem Schutz des mehrschichtigen Plattenepithels gegen die Wirkung der Tränenflüssigkeit, für welche Funktion offenbar das Sekret der Schweißdrüsen von minderer Bedeutung war, so daß auch diese sich rückbildeten. Interessant ist das Einmünden von MEIBOMschen

Drüsen direkt in den mit Cylinderepithel ausgekleideten Konjunktivalabschnitt, wie wir es als gelegentlichen Befund bei *Centetes* beobachteten. Es zeigt dies, daß die Grenze zwischen Plattenepithel und Cylinderepithel nicht mehr durchaus den primitiven Zuständen entspricht, sondern Verschiebungen zwischen den beiden Gebieten vorkommen, denn aus demjenigen Abschnitt des Konjunktivalsackes, welcher den Charakter der Amphibienhaut trägt, können keine Talgdrüsen entstanden sein.

Offenbar sind die MEIBOMSchen Drüsen polyphyletisch oder zum mindesten diphyletisch entstanden, indem der Befund bei *Centetes* ganz isoliert dasteht, während aus dem Verhalten bei *Erinaceus* die übrigen Zustände ableitbar wären durch die Annahme, daß die hier mit den Talgdrüsen verbundenen Haare zu Grunde gingen und die Drüsen selbst durch weitere Ausbildung von Läppchen und Seitenästen des Ausführungsganges sich komplizierten.

In dem Fehlen von MEIBOMSchen Drüsen bei einer geringen Zahl von Säugern sehe ich nicht ein primitives Verhalten, sondern einen sekundären Zustand. Bei diesen Formen, die zum Teil sehr verschiedenen größeren Gruppen angehören und nicht in direkte Beziehungen zueinander zu bringen sind, müssen auf der Innenseite der Lidfalten mit den ursprünglich vorhandenen Haaren und Schweißdrüsen auch die Talgdrüsen verloren gegangen sein. Bei *Ornithorhynchus*, *Delphin* und *Phoca* mag dafür das Leben im Wasser von Bedeutung gewesen sein, bei den anderen Arten aber, bei *Echidna*, *Dasyurus*, *Manis*, *Elefant* und *Kamel* bedarf das ursächliche Moment noch der Aufklärung.

TARTUFERI (1880, p. 120) vergleicht die Form des freien Lidrandes, die Stellung der Cilien und Lage der MEIBOMSchen Drüsen beim Menschen, Schaf, Pferd, Rind und Schwein (s. die Schemata nach TARTUFERI) und ordnet die Befunde in der eben genannten Reihenfolge in eine Serie. Aus dieser erschließt er als allgemeines Prinzip, daß der Lidrand bei niedrigen Säugetieren sich nach außen umkrepelt. Zutreffender ist der umgekehrte Vorgang. Von den primitiven Formen ausgehend, wird ein immer größerer Teil des Integumentes zur Bedeckung des *Bulbus oculi* verwandt.

Ein Tarsus endlich als eine wohldifferenzierte derbe Bindegewebsplatte, welche die MEIBOMSchen Drüsen in sich enthält, ist außer beim Menschen nur bei Affen nachgewiesen. Als Vorläufer desselben sind anzusehen die bei *Dasyurus*, *Hund* und *Lemur* beobach-

teten bindegewebigen Differenzierungen, welche ohne scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung eine derbe Umhüllung der MEIBOMschen Drüsen liefern. Die festeren Bindegewebsmassen, welche im unteren Augenlid von Echidna und beim Schwein ohne nähere Beziehungen zu MEIBOMschen Drüsen vorkommen, stehen ganz gesondert da und sind als ganz isolierte Anpassungen an besondere Verhältnisse aufzufassen. In der Beurteilung des Tarsus schließe ich mich im ganzen den Ausführungen von ZEIS an. Bei der Mehrzahl der Säugetiere ist eine möglichst enge Lidöffnung von Vorteil, weil sie einen besseren Schutz des Augapfels gewährleistet, besonders gegen das zufällige Eindringen von Fremdkörpern, Aeste, Laub, Erde, Insekten, Staub u. s. w. Das ist von besonderer Bedeutung, weil diesen Formen durch die Gestaltung ihrer Extremitätenenden die Möglichkeit fehlt, selbst eingedrungene Fremdkörper zu entfernen. Diesen Anforderungen entspricht es, wenn die weichen Augenlider durch die Wirkung der Muskulatur zu einer annähernd runden Oeffnung auseinandergezogen werden, welche nur die Cornea, nicht aber auch die Sclera freilegt. Die Folge dieser Einrichtung ist, daß Seitwärtsdrehungen des Bulbus die Cornea rasch hinter den Lidern verschwinden lassen, die Mm. recti internus und externus hier also für die Wahrnehmung seitlich gelegener Gegenstände nicht viel nützen können. Dieser Mangel wird ausgeglichen durch Seitwärtsdrehungen des beweglichen Halses und eventuell durch die mehr seitliche Stellung der Augen am Kopfe bei manchen Formen. Die Ausbildung einer festen länglichen Platte, an welche Muskelzug ansetzt, in beiden Lidern bewirkt eine weitere Oeffnung der Lidspalte in horizontaler Richtung. Dadurch wird außer der Hornhaut auch ein größerer oder geringerer Teil der Sclera freigelegt. Seitliche Bewegungen des Bulbus ermöglichen jetzt auch ein Sehen nach der Seite, da die Hornhaut nicht hinter dem medialen oder lateralen Lidwinkel verschwindet. Diese weitere Eröffnung der Lidspalte, deren Anfänge bei Quadrumanen sich finden und die erst beim Menschen zu voller Ausbildung gelangt, setzt natürlich den Bulbus größeren Gefahren durch Eindringen von Fremdkörpern aus. Diese werden aber ausgeglichen durch die größere Gebrauchsfähigkeit der Extremitäten für den Schutz des Augapfels. Höchst wahrscheinlich wird auch die Form und relative Größe des Bulbus sowie das Verhalten des Oberkiefers und der Nase, das größere oder geringere Vorspringen eines Schnauzenteiles bei diesen Umbildungen eine Rolle spielen.

Durch diese Bedeutung des Tarsus in seiner höchsten Entfaltung für Oeffnung der Lidspalte und seitliches Sehen wird aber seine phylogenetische Entwicklung noch nicht verständlich. Er tritt zuerst auf als eine derbe Umhüllung der MEIBOMschen Drüsen, die dem Lid noch keine wesentlich festere Beschaffenheit verleiht. GEGENBAUR (1898, p. 591, 593) nimmt an, daß die Tarsi phylogenetisch entstanden sind als Verdichtungen des Bindegewebes in der hinteren konjunktivalen Lamelle der Augenlider, da wo letzteres über der festeren Unterlage des Bulbus sich bewegt. Das sehr vereinzelte Vorkommen des Tarsus in der Gruppe der Säuger würde bei dieser Annahme allein nicht verständlich sein. Das Fehlen der Tarsi in den meisten Fällen, in denen MEIBOMsche Drüsen fehlen (Ausnahme unteres Lid von Echidna), und die niederen Zustände ihrer Ausbildung bei Dasyurus und Lemur lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß eine weitere Entwicklung derselben erfolgt in funktionellen Beziehungen zu den MEIBOMschen Drüsen, deren Sekretentleerung erleichtert wird dadurch, daß am orbitalen Rand des Tarsus glatte oder auch quergestreifte Muskelfasern ansetzen, deren Kontraktion auch ein Gegeneinanderrücken der vor und hinter den Drüsen gelegenen derben Bindegewebsmassen bewirkt. Zwischen ihnen wird besonders der distale Endabschnitt der MEIBOMschen Drüsen zusammengepreßt, da die festere Umwandlung des Bindegewebes hier besonders hervortritt und von da gegen den Ausführgang und freien Lidrand zu abnimmt.

Unsere wichtigsten Ergebnisse lassen sich in folgendem zusammenfassen:

Bei den Säugetieren erfahren die Augenlider einen beträchtlichen Zuwachs durch Ausbildung der Gesichtsmuskulatur. Die zum Aufbau der Augenlider verwandten Falten des Integumentes sind ursprünglich innen wie außen von mehrschichtigem Plattenepithel, Haaren und Hautdrüsen besetzt. Durch das Gleiten der Innenfläche der Lider auf der Vorderfläche des Bulbus gehen an der konjunktivalen Oberfläche der Lider meist die Charaktere der Epidermis verloren. Reste derselben sind die bisweilen größere Ausdehnung des mehrschichtigen Plattenepithels, sowie die MEIBOMschen Drüsen in bestimmten Fällen. Meist entstehen die letzteren aus Talgdrüsen von Haaren nahe dem

freien Lidrand, während die zugehörigen Haare verloren gehen. Eine derbere, als Tarsus bezeichnete Differenzierung des Bindegewebes der Lider, innerhalb welcher die MEIBOMschen Drüsen liegen, kommt nur den Quadrumanen zu, steht in ihrer Entwicklung in innigem Zusammenhang mit Ausbildung und Funktion der MEIBOMschen Drüsen und bewirkt in ihrer höchsten Entfaltung eine weitere Eröffnung der Lidspalte und eine Wahrnehmung seitlich befindlicher Gegenstände nur durch die Tätigkeit der Augenmuskeln ohne Seitwärtsdrehung des Kopfes.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1867 BLUMBERG, PAUL, Ueber die Augenlider einiger Haustiere mit besonderer Berücksichtigung des Trachoms. Med. Inaug.-Diss. Dorpat, 64 pp., 1 Taf.
- 1885 CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Tiere, München (war mir leider nicht zugänglich).
- 1880 CHATIN, Organes des sens, p. 437 ff. (war mir leider nicht zugänglich).
- 1901 EGGELING, H., Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Mitteil. Die Entwicklung der Mammarydrüsen, Entwicklung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. IV, Jen. Denkschr., Bd. VII, p. 173—204, 1 Taf., 3 Fig.
- 1901 GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II.
- 1898 — Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 7. Aufl.
- 1876 LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRÄFE-SÄMISCH, Handb. ges. Augenheilkunde, Bd. II.
- 1857 LEYDIG, FR., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
- 1876 MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. XII.
- 1830 MÜLLER, J., De glandularum secernentium structura penitiori.
- 1868 OWEN, R., Anatomy of vertebrates, Vol. III, Mammalia.
- 1846 STANNIUS, H., Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere.
- 1880 TARTUFERI, FERRUCCIO, Le glandule di MOLL studiate nelle palpebre dell'uomo e degli altri mammiferi e comparate alle tubolari cutanee. Arch. Sc. mediche, Vol. IV, p. 91—141, 2 Taf., 1 Fig.
- 1903 VIRCHOW, HANS, Ueber den Orbitalinhalt des Elefanten. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 341—354.
- 1888 VOGT, C., u. YUNG, E., Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie, Braunschweig (war mir leider nicht zugänglich).
- 1882 WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- 1902 — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
- 1835 ZEIS, Anatomische Untersuchungen der MEIBOM'Schen Drüsen des Menschen und der Tiere mit besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens zum Tarsus. AMMONS Zeitschr. Ophthalmol., Bd. IV, p. 231—271, 1 Taf.

Die beigegebenen Figuren mit Ausnahme der Schemata verdanke ich der bewährten Hand des Herrn A. Giltch in Jena.



# Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere.

Von

Dr. med. et phil. **Ulrich Gerhardt**,  
Hilfsassistenten am Institut.

Hierzu **Tafel I** und **3 Figuren im Text**.

---

„Obwohl entwicklungsgeschichtliche Studien vorzugsweise das wissenschaftliche Interesse unserer Zeit fesseln, so erfreuen sich doch die einleitenden Vorspiele, der Begattungsprozeß und Bau der Wollustorgane, nur geringer Beachtung. Auch hier zeigt die Natur eine große Formenfülle und merkwürdige Aenderungen des physiologischen Verlaufs, daß es wohl verlohnte, diese Verhältnisse eines eingehenden Studiums zu würdigen.“ Diese Worte, mit denen TH. GILBERT seine Arbeit über das Os priapi der Säugetiere beginnt, haben auch jetzt noch ihre Berechtigung, obwohl inzwischen die morphologische Seite größere Berücksichtigung gefunden hat. Doch bleiben hier auch noch viele Lücken auszufüllen.

Seit mehreren Jahren habe ich mich bemüht, die mannigfachen Verschiedenheiten, denen der Verlauf der Begattung bei den verschiedenen Ordnungen, Familien, Gattungen und selbst Arten der Säugetiere unterliegt, in Beziehung zu bringen zu der außerordentlichen Vielgestaltigkeit der Kopulationsorgane. Das Resultat meiner Untersuchungen macht keineswegs Anspruch auf nur einige Vollständigkeit. Meine biologischen Studien mußten sich auf die Beobachtung von Haustieren und gefangenen Tieren beschränken, bei meinen morphologischen Untersuchungen war ich auf das Studium der Organe des lebenden Tieres, sowie auf ein naturgemäß sehr beschränktes Material von konservierten Tieren angewiesen. Immerhin war die Gelegenheit zu Untersuchungen nach beiden Richtungen verhältnismäßig reichlich, so daß die daran gewonnenen Resultate doch auf einer ziemlich breiten Basis ruhen.

Biologische Beobachtungen konnte ich an gefangenen Nagetieren, sowie an Haustieren in Tierställen auf dem Lande an verschiedenen Orten anstellen. Außerdem hatte ich im Berliner und Breslauer zoologischen Garten Gelegenheit, eine ganze Reihe von Begattungen zu beobachten. Dem Direktor des Breslauer Gartens, Herrn F. GRABOWSKY, danke ich für das weitgehende Entgegenkommen, mit dem er mir meine Beobachtungen erleichtert hat.

Mein morphologisches Material entstammt zum weitesten größten Teil der Sammlung des Zoologischen Institutes zu Breslau. Herrn Professor KÜKENTHAL bin ich für die freundliche Aufnahme in seinem Institut, für Ueberlassung des wertvollen Materials, sowie für das Interesse, mit dem er meine Arbeit fördern half, zu herzlichstem Dank verpflichtet, den ich ihm auch an dieser Stelle ausspreche. Ferner unterstützten mich Herr Geheimrat O. HERTWIG und Herr Geheimrat F. E. SCHULZE in Berlin freundlichst mit Material, wofür ich beiden Herren meinen ergebensten Dank ausspreche. Einen Teil des Materials hatte ich mir endlich selbst gesammelt.

Da zu einem Verständnis der biologischen Vorgänge eine eingehende Kenntnis der morphologischen Verhältnisse notwendig ist, so ergibt sich der Gang dieser Untersuchungen von selbst: es wird erst der morphologische Bau der Kopulationsorgane zu schildern sein, dann der biologische Verlauf der Begattung mit Berücksichtigung der geschilderten morphologischen Grundlagen. Ich bemerke hier, daß ich im anatomischen Teil auf die Histologie nicht eingehen werde; es soll der Bau des Penis nur so weit beschrieben werden, wie es für das Verständnis des Begattungsverlaufes nötig ist.

## A. Morphologischer Teil.

### I. Uebersicht über die Form des Penis der Säugetiere.

Der Penis der Säugetiere besteht bekanntlich aus zwei Systemen von kavernösem Gewebe, dem fibrösen, stützenden und dem spongiösen, empfindlichen Teil. Hierzu kann, wie ERCOLANI (10) und RAUTHER (46) gezeigt haben, noch accessorisches Schwellgewebe kommen. Der Stützapparat kann noch durch eine Ossifikation, das Os priapi oder Os penis, vermehrt werden. Außer-

dem verläuft im Penis der Sinus urogenitalis masculinus oder die männliche Harnröhre. Der Penis wird von einer empfindlichen, schleimhautähnlichen Haut überzogen und in der Ruhe mehr oder weniger umhüllt von der Vorhaut oder Penisscheide, dem Praeputium.

Dies allgemeine Schema wird nun in den einzelnen Ordnungen der Säugetiere in mannigfaltiger Weise variiert, und diese Formverschiedenheiten sollen in einer Uebersicht besprochen werden; neben den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen sollen die bisherigen Schilderungen in der Literatur mitangeführt werden.

Eine ganz besondere Stellung nimmt der Penis der Monotremen ein. Wir besitzen eine genaue Kenntnis seines Baues hauptsächlich durch HOMES (21 und 22) und MECKELS (32) vortreffliche Schilderungen, die auch jetzt noch in vollem Umfange bestätigt werden müssen. Mir liegt ein Präparat des Urogenitalsystems von *Ornithorhynchus paradoxus* vor, während mir von *Echidna hystrix* kein Material zur Verfügung stand. Angaben über das Kopulationsorgan der Monotremen findet man noch bei WIEDERSHEIM (58), einen Versuch, seine phylogenetische Stellung zu erklären, bei BOAS (3). Das wesentlichste Moment, durch das sich der Monotremenpenis von dem aller übrigen Säuger unterscheidet, ist seine ausschließliche Bestimmung zur Leitung des Spermas, während er bei allen höheren Säugern zur Ableitung des Harnes und des Spermas dient. Der Penis der Monotremen ist ein annähernd cylindrisches Organ, das in einer mit der Kloake kommunizierenden Tasche, der Penisscheide, gelegen ist. Er ist durchbohrt von der Samenröhre, die sich am oralen Ende in der Nähe der Mündungen der Vasa deferentia in die Kloake öffnet, während sie sich am aboralen Ende teilt und mit mehreren feinen Oeffnungen auf den Papillen der Glans mündet. Bei *Ornithorhynchus* verläuft auf der dorsalen Fläche eine seichte Längsfurche, auf die bisher wenig Wert gelegt worden ist. Es drängt sich die Frage auf, ob etwa diese Furche ein infolge der Durchbohrung des Penis überflüssig und daher rudimentär gewordener Rest der Samenrinne der Schildkröten, Krokodile und Vögel sei, oder ob es sich nur um eine unwesentliche, rein äußerliche Aehnlichkeit handle. Diese Frage müßte durch embryologische Untersuchungen entschieden werden.

Die Haut, die den Penis von *Ornithorhynchus* bekleidet, ist mit Querrunzeln versehen; sie ist dicht besetzt mit kleinen, ziemlich rauen Papillen. Am distalen Penisende steht jederseits

eine Gruppe von größeren, etwa 2 mm langen Papillen, die an ihrer Spitze die Oeffnungen der Samenröhre tragen. Ich finde 4 Papillen auf jeder Seite, während ein Teil der früheren Beobachter auf beiden Seiten eine verschiedene Anzahl gefunden hat.

Alles in allem steht der Monotremenpenis dem der übrigen Säuger ziemlich unvermittelt gegenüber durch seine Eigenschaft, nur den Samen abzuleiten, durch den Mangel jeglicher Beziehungen zu den Beckenknochen und durch die zahlreichen Mündungsstellen seiner Samenröhre.

Der Penis der Beuteltiere dagegen besitzt im großen und ganzen die Form, die dem der Monodelphen zukommt. Der wesentlichste Unterschied ist der Mangel einer Befestigung an den Beckenknochen bei den Marsupialiern. Doch besitzt der Penis von *Phascogale* nach SACK (49) die gleiche Verbindung mit dem Becken wie bei den Monodelphen. — Mir selbst liegen Urogenitalsysteme von *Macropus giganteus*, *Dasyurus viverrinus* und *Didelphys spec. vor.* Die genauesten Schilderungen des Beutlerpenis findet man bei OWEN (40 u. 41).

Der Penis von *Macropus giganteus* ist dünn und spitz, sein freier Teil ca. 5 cm lang. Am distalen Ende ist keine Glans entwickelt. Die Urethralmündung liegt ventral,  $\frac{1}{2}$  cm hinter der Spitze des Penis. Sie stellt einen Schlitz mit unsymmetrisch V-förmigen Lippen dar. Der Penis der Känguruhs zeichnet sich dadurch aus, daß sich am Aufbau seines distalen Endes nur das eine *Corpus cavernosum penis* beteiligt. Wir haben hier einen der nicht seltenen Fälle von Asymmetrie der Penisspitze, die in weit auseinanderstehenden Ordnungen der Säugetiere auftritt. In der Erektion ist der Penis der Känguruhs hakenförmig nach vorn gekrümmt. In der Ruhe liegt er S-förmig gekrümmt, was sich einfach aus seiner beträchtlichen Länge ergibt. Dies Verhalten werden wir später auch bei monodelphen Säugern mit langem Penis antreffen.

Bei *Dasyurus viverrinus* treffen wir eine für Beuteltiere charakteristische Eigenschaft des Penis an. Es herrscht nämlich bei vielen Beutlern die Neigung zur Spaltung der Penisspitze vor, wohl zweifellos entsprechend der Duplizität der Vagina. Es finden sich hier alle möglichen Uebergänge von einer seichten, medianen Furchung des distalen Penisendes mit Spaltung der am Endenrinnenförmigen Harnröhre bis zu völliger Gabelung des Penis, auf dessen beiden Aesten die beiden Rinnen der Harnröhre verlaufen.

Ein Beispiel für den ersterwähnten Fall stellt der Penis von

**Dasyurus** vor (Taf. I, Fig. 1). Hier spaltet sich die Urethra in 2 Halbrinnen, während das Penisende nur einen seichten Einschnitt aufweist. Die Haut des Penis ist mit zahlreichen Runzeln versehen. Eine Besonderheit des Penis von *Dasyurus* finde ich sonst nicht beschrieben: Wenn man das Praeputium zurückstreift, so treten zwei cylindrische Organe hervor, so daß man zunächst versucht sein könnte, sie für 2 Aeste des Penis zu halten. Man kann sich aber sehr leicht davon überzeugen, daß dies ein Irrtum ist, wenn man den ventralen der beiden Cylinder genauer untersucht und die gespaltene Urethralmündung daran nachweist. Der dorsale Teil dagegen erweist sich als undurchbohrt. Er wird überzogen von einer Haut, die von der Umschlagstelle des Praeputiums ihren Ausgang nimmt. Präpariert man die Haut ab, so findet man, daß an dem dorsalen Anhang ein kurzer, dickbäuchiger Muskel inseriert, der vom äußeren Präputialblatt entspringt und mit einer starken Sehne endigt. Ueber die Bedeutung dieses eigenartigen Organes lassen sich kaum Vermutungen aufstellen. Möglicherweise handelt es sich um eine Art von Spreizvorrichtung für die Vagina. Bei Kontraktion des Muskels muß sich der Anhang aufrichten und könnte so die Vagina erweitern.

Ich möchte hier noch bemerken, daß OUDEMANS (39) in der Tat den dorsalen Pisanhang von *Dasyurus* für einen Ast des Penis gehalten zu haben scheint (vergl. seine Fig. 15, Taf. III).

Viel ausgeprägter als bei *Dasyurus* ist die Zweiteiligkeit des Penis bei *Didelphys* (Taf. I, Fig. 2). Hier ist der gesamte freie Teil des Penis gegabelt, jede Hälfte trägt eine tiefe, rinnenförmige Fortsetzung der Harnröhre und endigt in einer dünnen Spitze; die Rinne reicht nicht bis zu dieser heran, sondern endigt  $\frac{1}{2}$  cm vorher.

Bei allen untersuchten Beutlern zeichnet sich der *Bulbus urethrae* durch eine außerordentliche Stärke aus. Hierin, in der S-förmigen Krümmung, sowie in der Neigung zur Gabelung finden wir gemeinsame charakteristische Kennzeichen des Beutlerpenis, während sonst in der Form des freien Teiles mannigfache Schwankungen vorkommen, wie auch bei der weitgehenden Differenzierung der Ordnung zu erwarten war.

Bei den *Bradytherien* tritt das Kopulationsorgan in sehr verschiedener Form auf. Ich selbst hatte Gelegenheit, den Penis von *Dasypus villosus*, *Dasypus novemcinctus* und *Bradypus tridactylus* zu untersuchen.

Der erigierte Penis von *Dasypus villosus* besitzt eine

Größe, die zu der des Tieres in gar keinem Verhältnis steht. OWEN (40) meint, dieses bedeutende Volumen des Penis sei notwendig wegen der Schwierigkeit der Begattung infolge der Panzerung dieser Tiere. In der Erektion spitzt sich der Penis nach vorn hin allmählich zu und ist auf der Dorsalseite konkav. Läßt die Erektion nach, so zieht er sich unter spiraliger Einkrümmung zurück. Auch bei Embryonen von *Dasypus villosus* von 18 cm Schnauzen-Schwanzspitzenlänge ist das distale Ende des Penis spiralig aufgerollt. Taf. I, Fig. 3a—d zeigt einige Querschnitte durch einen solchen Penis, a am meisten der Wurzel, d der Spitze genähert. In Fig. 3a sehen wir 2 paarige und einen unpaaren Schwellkörper, von denen *sp* die Harnröhre umgibt und demgemäß als *Corpus spongiosum* aufzufassen ist. Wir haben sodann 2 Paare fibröser Körper, *f* und *f*<sub>1</sub>. Beide Paare sind von einem Netz feiner Bindegewebsbalken durchzogen, das mit der fibrösen Hülle zusammenhängt. Das zweite fibröse Körperpaar *f*<sub>1</sub> verliert sich nach der Spitze des Penis zu, die nur von *sp* und *f* gebildet wird. *f* und *f*<sub>1</sub> verlieren nach der Spitze zu ihr Septum, *f* früher als *f*<sub>1</sub>. Wir haben also hier noch ein accessorisches Schwellkörperpaar, das wohl als eine Verstärkung des Stützapparates bei der Größe des Penis aufzufassen ist. Außerdem liegen im distalen Teil des Penis unter der Haut so zahlreiche weite Gefäße, daß man hier von einem subkutanen Schwellgewebe (*sc*) sprechen kann. Entsprechend verhalten sich Embryonen von *Dasypus novemcinctus*.

Bei RAPP (42) finden wir die Angabe, bei *Dasypus longicaudus* bilde die Harnröhre an ihrer Mündung eine konische Hervorragung, dahinter lägen zwei halbkugelige, knotige Anschwellungen. Die Glans sei mit einigen Härchen besetzt. Das *Corpus fibrosum* weise kein medianes Längsseptum auf, sondern es zögen 6—7 fibröse Scheidewände der Länge nach hindurch, die an der starken, bindegewebigen Hülle des *Corpus fibrosum* befestigt seien. Dies Verhalten sei sonst bei keinem Tier beobachtet worden (vergl. p. 50 bei *Elephas*).

Ferner liegt mir ein männliches Urogenitalsystem von *Bradypus tridactylus* vor. Der Penis dieses Tieres wurde bereits von MECKEL (31) und RAPP (42) eingehend und richtig beschrieben. Beiden Forschern fiel das auf, was jedem Beobachter vor allem auffallen muß, die außerordentliche Ähnlichkeit, die die äußeren und inneren Genitalien dieses Tieres mit weiblichen Geschlechtsteilen haben. Die abdominal gelegenen Hoden mit den je in einer

Bauchfellfalte verlaufenden Vasa deferentia täuschen einen Uterus samt Adnexen vor. Der minimale, ventral mit einer Längsrinne versehene, völlig hypospadische Penis gleicht bei oberflächlicher Betrachtung einer Clitoris; die Harnröhre öffnet sich an der Basis des Penis, weiter nach innen ist sie auffallend weit. Die gesamte Länge der Pars libera penis beträgt nur 1 cm. Da es sich um ein Demonstrationspräparat handelte, so konnte ich keine Schnitte durch diesen Penis anfertigen. Wie sich das Organ bei der Erektion verhält, vermag ich nicht anzugeben.

Für *Choloepus didactylus* finde ich bei RAPP (42) die Angabe, die Eichel sei hier in zwei Lappen geteilt, zwischen denen die Mündung der Harnröhre liege. Das Corpus fibrosum besitze ein medianes Septum.

Ueber den Penis der Manitherien finden wir kurze Angaben bei RAPP (42), der im Penis von *Manis tridentata* das Vorkommen eines medianen Septums konstatiert. Die Glans sei stumpf, fast cylindrisch. Bei *Myrmecophaga* sei die Rute zugespitzt.

Den Penis von *Hyrax* hat F. LONSKY (28 und 29) neuerdings beschrieben. Das Präparat des hiesigen Zoologischen Institutes, das LONSKYS Schilderung zu Grunde liegt, konnte auch ich untersuchen.

LONSKY schildert den Penis als 2,5 cm lang, der Querschnitt ist halkreisförmig. Das distale Ende der Glans bleibt vom Praeputium frei. Ein dorsales Frenulum ist vorhanden. Die Glans ist 1,1 cm lang, proximal-dorsal abgeplattet. Eichelkrone und Hals sind nicht ausgebildet. Distal wird die Glans mehr cylindrisch, am Ende ist sie verjüngt. Auf der Dorsalfäche verlaufen mehrere Längsfalten. Außerdem ziehen etwa 10 Ringfurchen um die Glans. Die Mündung der Harnröhre ist etwas ventral gelegen.

Das Corpus fibrosum besitzt ein unvollkommenes Septum. Auf dem Dorsum penis verläuft ein Muskelstrang, der in der Nähe der Glans endigt. Ein Os penis ist nicht vorhanden.

LONSKYS gründlicher Beschreibung habe ich nichts hinzuzusetzen. Versuche, die LONSKY anstellt, Homologien und Differenzen zwischen dem Hyraxpenis und dem des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nager festzustellen (29), führen zu keinem bestimmten Ergebnis. LONSKYS Schluß, der Penis von *Hyrax* stimme am meisten mit dem der Nager überein, scheint aber doch etwas gewagt, zumal LONSKY selbst zugeben muß, daß nicht eine Form der Nager alle Kennzeichen von *Hyrax* auf-

weist. Die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten, die LONSKY feststellt, sind meist nur äußerer Natur ohne genügende Berücksichtigung des Gesamtbaues. Mit Schlüssen, die aus der Vergleichung äußerer Merkmale gezogen werden können, empfiehlt es sich gerade bei einem Organ doppelt vorsichtig zu sein, das nach JOH. MÜLLERS Ausspruch so großen und fundamentalen Veränderungen unterworfen ist, wie kein anderes. Man wird daher wenig Aussicht haben, bei einer Vergleichung mit wenigen und willkürlich ausgewählten Beispielen (in diesem Falle die Wiederkäufer!) zu brauchbaren Resultaten zu kommen.

Interessant wegen der Frage der Verwandtschaft muß natürlich die Vergleichung des Penis von Hyrax mit dem des Elefanten sein. Beide stimmen nur in der Knochenlosigkeit, in dem Vorhandensein eines dorsalen Muskels, der Unvollständigkeit des Septums, sowie darin überein, daß sie in der Ruhe nach hinten gebogen sind. Das ist jedoch eine Eigenschaft vieler alter Säugetierformen. Wir werden Gelegenheit haben, hierauf noch zurückzukommen.

Der Penis des Elefanten ist von CUVIER (6), OWEN (40), WATSON (56) und v. MOJSISOVICS (34) bereits geschildert worden. Ich erhielt durch die Güte des Herrn Geheimrats Prof. Dr. FRANZ EILHARD SCHULZE in Berlin das Vorderende des Penis eines im Berliner zoologischen Garten getöteten indischen Elefanten leihweise zur Untersuchung überlassen. Außerdem hatte ich bei Lebzeiten dieses Tieres häufig Gelegenheit, den Penis bei und nach der Miktion zu beobachten, wonach regelmäßig Erektion eintritt. Auffallend ist zunächst die Größe des Organes, die aber nicht außer Verhältnis zu der des Tieres steht. In der Ruhe liegt der Penis nach CUVIER in zwei S-förmigen Biegungen, der freie Teil ist von einer dunkelgrau pigmentierten derben Haut überzogen. Die Eichel wird, wie auch WATSON erwähnt, durch einen wie der „Kapuzenfortsatz“ des Pferdes gestalteten, rückwärts gerichteten dorsalen Fortsatz des Corpus spongiosum dargestellt. Die Harnröhrenmündung liegt ventral und ist, wie die früheren Beobachter auch erwähnen, Y-förmig gestaltet. Querschnitte lehren, daß das sehr stark entwickelte Corpus fibrosum ein unvollkommenes Septum besitzt. Außerdem durchziehen bindegewebige, verschieden stark entwickelte „Trabeculae“ (WATSON) das Vorderende des Corpus fibrosum, die nach v. MOJSISOVICS auch bei *Elephas africanus* vorkommen<sup>1)</sup>. Das Corpus spongiosum ist relativ

---

1) Vergl. *Dasypus*, p. 48.



schwach entwickelt. Vier Retraktoren sorgen für das Zurücktreten des Penis, dorsal verlaufen als Levatores penis zwei starke Längsmuskeln mit medianer, unpaarer Endsehne. Bei der Miktion ist der Penis nach hinten gebogen, bei vollständiger Erektion wendet er sich nach vorn und die Glans biegt sich fast senkrecht in die Höhe. Dies dürfte wohl mit der eigentümlichen Form und Lage der Vulva in Beziehung stehen. Am meisten erinnert der Penis des Elefanten an den der Perissodaktylen in der relativen Größe des gesamten Organs, der Entwicklung der Glans mit dem dorsalen Kapuzenfortsatz und der Unvollständigkeit des medianen Septums. Dagegen fehlen dem Corpus fibrosum der Unpaarhufer die bindegewebigen Trabekeln des Elefantenpenis.

Bei den alten Formen der Perissodaktylen, Tapirus und Rhinoceros, ist die Spitze des Penis wie bei Elefas nach hinten gebogen, und auch hier geschieht die Miktion zwischen den Hinterbeinen hindurch nach hinten. Bei der Erektion ist selbstverständlich der Penis nach vorn gerichtet. Bei Equus ist die Spitze des Penis auch in der Ruhe nach vorn gerichtet, und der Urin wird auch nach vorn gelassen.

Der Penis von Tapirus indicus und T. americanus zeichnet sich durch eine unverhältnismäßige Größe und Schwere aus, noch mehr, als bei Rhinoceros, wo er auch gewaltige Dimensionen erreicht. Mir liegt das stark geschrumpfte Vorderende eines Penis von Tapirus indicus in einem Präparate der hiesigen zoologischen Sammlung vor, außerdem hatte ich in den zoologischen Gärten in Basel, Berlin und Breslau Gelegenheit, an mehreren Tieren die Größe des erigierten Organes zu beobachten. Bei beiden Arten ist der Penis von einer wenig pigmentierten, fleischfarbigen Haut überzogen. Die Glans zeigt einen dorsalen und zwei seitliche Lappen, davor endigt sie mit einem breiten pilzförmigen Fortsatz, der die Mündung der Harnröhre trägt. Auf dem Querschnitt erblicken wir ein nierenförmiges, stark entwickeltes Corpus fibrosum ohne medianes Septum, das Corpus spongiosum ist stark entwickelt. Die Maschen des Corpus fibrosum sind ungefähr radiär gestellt. Zwei ventrale Retraktoren und eine mediane, unpaare Levatorsehne ziehen zur Glans. Im erigierten Zustande erreicht der Penis bei beiden Arten die Dicke und Länge eines schwachen Mannesarms.

Den Penis von Rhinoceros habe ich nur an einem lebenden Exemplar im Berliner zoologischen Garten beobachten können. Er erreicht im Verhältnis zum Tier fast die Größe wie bei Tapirus, ist aber an der außerordentlich entwickelten Glans anders gestaltet.

Sie zeigt eine höchst komplizierte Form. An ihrer Basis trägt sie zwei starke, dorsale Wülste, die, wie ich beobachten konnte, bei der Erektion auf das Dreifache ihres vorherigen Volumens anschwellen. Dann verjüngt sich die Glans, um plötzlich eine pilzförmige Verbreiterung zu bilden, aus der wieder ein kleiner, pilzförmiger Fortsatz hervorragt, der das Orificium urethrae trägt. Die Länge der Glans beträgt mehr als einen Fuß.

Eine Schilderung und Abbildung des Nashornpenis finden wir bei OWEN (40). Wir können daraus entnehmen, daß auch hier das Corpus fibrosum mächtig entwickelt ist, daß zwei Levatores eine unpaare Endsehne dorsal zur Glans senden, während an der Unterfläche des Penis zwei Retraktoren verlaufen.

Der Bau des Pferdepenis ist schon oft geschildert worden. Wir finden eingehende Beschreibungen bei HAUSMANN (19), ELLENBERGER und BAUM (9), SCHMALTZ (50) und in anderen Lehrbüchern der Veterinäranatomie. Ich selbst habe den Penis eines einjährigen Fohlens und eines erwachsenen Hengstes untersucht und die Befunde der angeführten Autoren vollauf bestätigen können.

Der Pferdepenis besitzt eine bedeutende Länge und Stärke, die aber längst nicht so bedeutend ist, wie bei Tapir und Nashorn. Der Penis ruht in einem doppelt eingestülpten Praeputium und ist mit einer runzligen, stark pigmentierten Haut überzogen. Er endigt vorn mit einer wohlentwickelten Eichel, die in unerigiertem Zustand stark an die Glans hominis erinnert. Sie unterscheidet sich von dieser aber dadurch, daß die Harnröhrenmündung auf einem kurzen kegelförmigen Fortsatz, Processus urethralis gelegen ist, der in eine etwa  $1\frac{1}{2}$  cm tiefe Grube, die Eichelgrube, Fossa navicularis der Veterinäranatomen, versenkt ist. Diese Grube liegt etwas ventral. Der Querschnitt des Penis zeigt auch hier ein starkes, unpaares Corpus fibrosum mit derber Hülle und ein stark entwickeltes Corpus spongiosum. Der Penis erinnert auf dem Querschnitt stark an den des Tapirs. — Der Penis von Esel und Zebra zeigt denselben Bau, doch ist der Penis zur Gesamtgröße des Tieres größer beim Esel als beim Pferd. Nach SCHMALTZ (50) besitzen die unedlen, kaltblütigen Pferderassen einen größeren Penis, als die edlen.

Alles in allem, zeigt der Penis der Perissodaktylen eine große Uebereinstimmung im Gesamtaufbau, dagegen finden wir im Bau der Glans bedeutende Verschiedenheiten bei den drei Gattungen. Wir werden später auf derartige Erscheinungen zurückkommen, die in den verschiedensten Säugetierfamilien vorkommen. Für die

Unpaarhufer charakteristisch ist die bedeutende Länge und Dicke des Penis bei starker Ausbildung der Glans und fehlendem Septum corporis fibrosi. Allen gemeinsam ist ferner die starke Entwicklung der Muskulatur des Penis, sowie das bei allen Huftieren festzustellende Fehlen eines Os priapi.

Die Paarzeher besitzen im Gegensatz zu den Perissodaktylen eine auffallend dünne Rute, die auch in der Erektion nur wenig an Umfang zunimmt, wegen der geringen Entwicklung des kavernenösen und der starken des fibrösen Gewebes. Die Länge des Penis ist sehr bedeutend, er beschreibt eine S-förmige Krümmung in der Ruhelage. Der Penis ist von einer glatten, glänzenden, im Leben blaßrot gefärbten Haut überzogen.

Von den Artiodactyla non ruminantia kenne ich durch Präparation und Beobachtung am lebenden Tier den Penis von *Sus scrofa domestica*. Eine vorzügliche Abbildung davon gibt HAUSMANN (19), Beschreibungen finden sich in allen Lehrbüchern der Veterinäranatomie. Der Penis des Ebers ist sehr lang und dünn. Seine Spitze, an der es nicht zur Bildung einer eigentlichen Glans kommt, zeichnet sich durch eine spirale Drehung aus, auf deren biologische Bedeutung wir noch zurückkommen werden. Bei der Erektion dreht sich die Penisspitze nach Art eines Schraubenbohrers. Auf dem Querschnitt erblicken wir ein unpaares, von einer starken bindegewebigen Hülle bekleidetes Corpus fibrosum ohne medianes Septum. Das Corpus spongiosum, das stark entwickelt ist und gleichfalls eine ziemlich dicke fibröse Scheide besitzt, ist in eine Rinne des Corpus fibrosum eingelassen. Entsprechend der Stärke des fibrösen Gewebes, dehnt sich der Penis bei der Erektion hauptsächlich der Länge nach aus.

Ueber den Penis von *Hippopotamus amphibius* habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden. Bei dem Männchen des Breslauer zoologischen Gartens habe ich einige Male in der Brunstzeit die dünne Penisspitze ein kurzes Stück weit aus dem Praeputium hervorragen sehen, vermag über ihren Bau aber keine näheren Angaben zu machen.

Der Penis der Ruminantia ähnelt sehr dem des Schweines, und wesentliche Unterschiede weist eigentlich nur die Spitze auf. Ich sage absichtlich die Spitze, nicht die Eichel, denn von einer Glans penis im eigentlichen Sinne, d. h. einer distalen Anschwellung des Corpus spongiosum, kann hier meist nicht die Rede sein, da sich das Corpus spongiosum nach vorn zu allmählich verliert.

Der Penis der Wiederkäuer zeigt, neben dem des Schweines, bei einigen Formen (*Bos*, *Camelopardalis*, *Oreas* etc.) am deutlichsten das Vorwärtsrücken der Präputialmündung an der Bauchwand, wie wir es bei Huftieren überhaupt finden. So ist z. B. beim Stier die Präputialmündung etwa 1 m weit vom After entfernt, während bei primitiveren Formen, wie *Moschus*, *Cervulus*, *Tragulus*, diese Strecke relativ viel kürzer ist.

Auf dem Querschnitt bietet der Wiederkäuerpenis dasselbe Bild wie der des Schweines.

Sehr verschieden gestaltet ist die Penisspitze bei den Ruminantien. Von Tylopoden liegen mir zwei *Lamapenes* vor, die beide jungen Tieren entstammen. Sie sind sehr dünn und tragen an ihrer Spitze, die höchst unsymmetrisch gestaltet ist, zwei ungleiche Fortsätze. Der kleinere ist konisch und nach vorn gerichtet, der größere überragt den kurzen Fortsatz und biegt seitwärts um, über ihn hinweg. Der Penis des *Dromedars* scheint, soviel ich beim lebenden Tiere sehen konnte, an seiner Spitze dem des Lamas ähnlich gebaut zu sein. Ueber seinen genaueren Bau ist mir nichts bekannt.

Auch bei den übrigen Wiederkäuern findet sich eine Menge von Formvarietäten am vorderen Ende, über die GARROD (13) eine Uebersicht gibt. Außerdem sind in den Lehrbüchern der Veterinär-anatomie, z. B. bei ELLENBERGER und BAUM (9), bei HAUSMANN (19) und SCHMALTZ (50) genauere Angaben über den Penis von Rind, Schaf und Ziege zu finden. Ueber den Schafspenis speziell haben NICOLAS (38) und MARSHALL (30) gearbeitet.

Ich selbst habe den Penis von *Bos taurus*, *Ovis aries*, *Portax pictus* und *Camelopardalis giraffa* untersucht. Am lebenden Tier habe ich den erigierten Penis beobachtet bei verschiedenen Rindern, Schafen, Ziegen, Hirschen, Antilopen und der Giraffe.

Auffallen muß zunächst, daß zwei verschiedene Typen der Penisspitze vorkommen, die einander jedoch nicht unvermittelt gegenüberstehen. Während bei den Hirschen und Rindern die Urethralmündung nur auf einer bald symmetrisch (*Cervus*) bald asymmetrisch auf der linken Seite (*Bos*) gelegenen Papille liegt, finden wir bei mehreren Antilopen, der Giraffe, Schafen und Ziegen einen mehr oder minder entwickelten *Processus urethralis* (Fig. 4), der das stumpfe Penisende weit überragt. Das Vorkommen dieses Fortsatzes ist festgestellt bei *Moschus*, *Ovis*, *Capra*, *Damalis*, *Cephalophus*, *Addax*, *Nannotragus*, *Camelopardalis*.

MARSHALL hat in neuester Zeit dem wurmförmigen Anhang

des Schafspenis eine besondere biologische Bedeutung zugeschrieben, auf die wir weiter unten zurückkommen werden.

Es existiert auch gerade betreffs des Schafspenis noch eine morphologische Streitfrage, nämlich die, ob der Processus urethralis ein selbständiges erektils Gebilde, oder nur ein passiv beweglicher Fortsatz der Urethra sei. Abgesehen von CUVIERS (6) falscher Schilderung (er hält den Processus urethralis für einen sehnigen Fortsatz, an dessen Basis die Harnröhre münde), stehen HAUSMANN (19), ELLENBERGER und BAUM (9) und SCHMALTZ (50) auf dem letztgenannten Standpunkt. Neuerdings hat jedoch NICOLAS (38) den Nachweis erbracht, daß im Processus urethralis außer zwei sehnigen fibrösen Strängen auch erektils Gewebe anzutreffen sei. Dieser Befund wurde bestätigt durch MARSHALL (30), dem die NICOLASSche Arbeit aber ganz unbekannt geblieben zu sein scheint.

Ferner herrscht Uneinigkeit zwischen verschiedenen Autoren darüber, ob die „Eichel“ des Schafspenis in der Tat der Glans penis anderer Säugetiere homolog sei. ELLENBERGER und BAUM, sowie SCHMALTZ stehen auf dem Standpunkt, es handle sich nur um eine Aufwulstung der Haut am distalen Penisende. NICOLAS und MARSHALL dagegen behaupten an der Hand von Querschnitten, daß das Ende des Corpus fibrosum von erweiterten Gefäßlumina umgeben sei, daß man daher von einer wahren Eichel reden könne.

Ich selbst habe den Schafspenis auf diese beiden Fragen hin untersucht und muß in beiden Fällen die Ansicht der deutschen Veterinäranatomen bestätigen. Auf dem Querschnitt der „Glans“ finde ich zwar einige weite Gefäßlumina, doch nicht so viele, daß man überhaupt von Schwellgewebe reden könnte. Es handelt sich nur um eine stärker vaskularisierte Hautverdickung.

Querschnitte durch den Processus urethralis zeigen neben den beiden erwähnten aponeurotischen Strängen die weiten Lumina zweier Gefäße. Meines Erachtens darf man daraufhin dem Processus urethralis kein erektils Gewebe zuschreiben.

Sehr ausgeprägt ist bei den Wiederkäuern die Neigung zur asymmetrischen Mündung der Harnröhre. Der Urethralfortsatz scheint da, wo er vorkommt, immer links seitwärts zu sitzen. An derselben Stelle liegt die kleine Urethralpapille bei Portax und Bos, die MARSHALL für einen reduzierten Processus urethralis zu halten geneigt ist. Außerordentlich entwickelt ist die Asymmetrie der Penisspitze bei der Giraffe. Das Corpus fibrosum ist hier in

eigentümlicher Weise aufgerollt und der Processus urethralis zieht links an ihm vorbei (Taf. I, Fig. 4).

Lange nicht so stark ausgeprägt, aber doch immerhin recht auffallend, ist eine Drehung des distalen Penisendes beim Stier, deren Ausdruck ich auf den Abbildungen von GARROD und MARSHALL vermisste. Besonders auffallend ist diese Drehung der Spitze beim lebenden Stier während der Erektion. Viel geringer ausgeprägt ist sie bei Portax, stark bei Cobus. Die außerordentlich schiefe und asymmetrische Penisspitze des Widders ist gut abgebildet bei HAUSMANN, NICOLAS und MARSHALL, sehr mangelhaft dagegen bei ELLENBERGER und BAUM.

Die Frage, ob der Processus urethralis bei Bos, Portax etc. sekundär verloren gegangen sei, wie MARSHALL annimmt, würde am ersten durch embryologische Untersuchungen zu entscheiden sein. Beweisend wäre der Fall, daß im embryonalen Leben ein Processus urethralis da aufträte, wo er im erwachsenen Zustand fehlt. Daß der Fortsatz eine alte Eigentümlichkeit der Wiederkäuer ist, kann vielleicht daraus entnommen werden, daß er bei einer so alten Form wie Moschus vorkommt, sowie aus der weiten Verbreitung in den verschiedenen Familien der Moschidae, Devexae, Ovidae und Antilopae.

Wir finden also auch bei den Wiederkäuern eine große Uebereinstimmung im Gesamtaufbau des Penis; der auffallend dünne, lange, S-förmig gebogene Schaft, ein unpaares Corpus fibrosum mit sehr starker bindegewebiger Hülle, zwei Retraktoren und eine glatte Hautbekleidung sind allen gemeinsam. Schwankend ist auch hier die Gestaltung des distalen Endes, verbreitet die Neigung zur Asymmetrie. Eine deutliche Ausbildung einer Glans penis scheint nicht vorzukommen.

In dem letzteren Punkte nähern sich den Wiederkäuern die Mysticeten und Denticeten. Die Literaturangaben über den Penis der Wale sind nicht zahlreich. Eine Abbildung des Urogenitalsystems von *Phocaena communis* geben CARUS und OTTO (5). Von diesem Tier liegt mir auch ein Präparat aus der hiesigen zoologischen Sammlung vor. Spärliche Angaben über die Größenverhältnisse der Rute einiger Wale finde ich bei BRANDT und RATZEBURG (4). Ueber die Embryonalentwicklung der Geschlechtsteile der Wale hat DAUDT (7) gearbeitet. Ueber die äußeren Formverhältnisse erfahren wir aber nicht viel. OWEN (40) gibt eine Beschreibung und Abbildung der Genitalien von *Phocaena*. Die genaueste Schilde-

rung des Urogenitalapparates erwachsener Wale finden wir bei MAX WEBER (57).

Der Penis der Wale ist in der Ruhe in einer tiefen Tasche, der „Penistasche“ versteckt, aus der er bei der Erektion durch eine, äußerlich einer Vulva ähnliche Oeffnung hervorgestreckt wird. Das Corpus fibrosum enthält kein Septum. Das Corpus spongiosum ist schwach entwickelt, durchzieht den Penis der ganzen Länge nach und verliert sich nach der Spitze, ohne eine Glans zu bilden. Die Penisspitze wird nur von der einen Hälfte des Corpus fibrosum gebildet. In der Ruhelage beschreibt der Penis eine S-förmige Krümmung wie bei den Wiederkäuern. Auch hier inseriert, wie dort, an der Krümmung ein paariger Retractor penis.

WEBER meint, in dem Fehlen der Eichel sei ein wesentlicher Unterschied vom Penis der Ungulaten zu erblicken. Dies ist indessen nicht richtig; nicht alle Ungulaten besitzen eine Glans. Gerade die Wiederkäuer, mit deren Penis der der Cetaceen auch in dem Fehlen des Septums und dem Vorhandensein der S-förmigen Krümmung übereinstimmt, besitzen keine eigentliche Glans. Bei dem Zusammentreffen dieser wesentlichen Merkmale kann man wohl sagen, daß der Bau des Walpenis am meisten an den der Wiederkäuer erinnert.

Hier sei auch der Punkt besonders hervorgehoben, daß sich im Penis der Wale niemals ein Knochen findet, obwohl diese falsche Angabe bis in die neueste Zeit, z. B. bei GEGENBAUR (15) und GILBERT (17) weitergeführt wird. Es wäre Zeit, daß diese Legende endlich aus der zoologischen Literatur verschwände. Entstanden dürfte sie sein durch eine Verwechslung mit dem außerordentlich stark entwickelten Os penis des Walrosses.

Zu WEBERS Arbeit möchte ich noch eines bemerken: Er scheidet scharf zwischen einem „Praeputium“, das eine wahre Eichel umhüllt und einer „Penistasche“, bei den Walen, die einen zum größten Teil aus dem Corpus fibrosum und nur zum allergeringsten aus Eichelsubstanz bestehenden Teil des Penis einschließt.

So scharf kann man meines Erachtens den Unterschied nicht fassen; denn bei den Feliden und Ruminantien, bei denen keine eigentliche Eichel entwickelt ist, nimmt auch niemand daran Anstoß, von einem Praeputium zu sprechen. Zweckmäßiger wäre es vielleicht, nach dem Vorgang von BOAS (3), überhaupt nur bei Tieren mit einem Penis pendulus, also bei Chiropteren, Affen und dem Menschen, von einem Praeputium zu sprechen, da wo es sich um eine doppeltblättrige, röhrenförmige Hülle der Eichel handelt.

Im übrigen verdient der Ausdruck „Penisscheide“, den BOAS von den Monotremen an bis hinauf zu den höchsten Säugetieren anwendet, wohl den Vorzug. Selbstverständlich würde dann das „Praeputium“ des Menschen und einiger Säuger auch mit unter den übergeordneten Begriff der Penisscheide fallen.

Ueber den Penis der Sirenen sind die Mitteilungen noch dürftiger. Bei CARUS und OTTO (5) findet sich die Angabe, bei einer neugeborenen Halicore sei die Eichel kegelförmig, mit einem aufsitzenden, pilzförmigen Polster, aus dem das kegelförmige Ende der Harnröhre hervorrage.

Ich selbst konnte kein hierher gehöriges Material untersuchen. Soviel ich der Abbildung bei CARUS und OTTO entnehmen kann, erinnert der Penis der Sirenen nicht an den der Cetaceen. Eher könnte er Aehnlichkeit mit dem der Perissodaktylen aufweisen, besonders in der starken Entwicklung der Glans.

Alle bisher besprochenen Tiere haben die gemeinsame Eigenschaft, daß in ihrem Penis kein Knochen auftritt. Bei den jetzt zu besprechenden Ordnungen werden wir häufig das Vorkommen eines solchen festzustellen haben. Es dürften daher hier vielleicht einige allgemeine Worte über dies Gebilde am Platze sein.

Ueber das Os penis existieren ziemlich zahlreiche Angaben in der Literatur. Selbstverständlich streifen die Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie diesen Punkt, z. B. GEGENBAUR (14) und WIEDERSHEIM (58). CARUS und OTTO (5) geben Abbildungen von dem Penisknochen verschiedener Tiere; von speziellen Arbeiten auf diesem Gebiet seien die von ARNDT (1) und GILBERT (17) genannt. Besonders GILBERT versucht, den Penisknochen von morphologischen und biologischen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Er wies nach, daß das Os penis überall da, wo es vorkommt, eine verknöcherte Fortsetzung des Septum corporis fibrosi darstellt. Daraus geht hervor, daß der gegebene Ort seines Vorkommens die Glans ist, und daß es bei Säugern ohne Septum fehlen muß, z. B. bei den Huftieren. Im übrigen betont GILBERT die Schwierigkeiten, irgend welche einheitlichen Gesichtspunkte in eine Vergleichung der verschiedenen Formen hineinzubringen, unter denen das Os penis auftritt. Innerhalb bestimmter Familien, z. B. Muridae, Sciuridae, läßt sich zwar eine Reihe von Uebergangsformen nachweisen, aber in anderen Ordnungen, z. B. den Karnivoren, läßt sich keine Beziehung zwischen dem Verhalten der verschiedenen Familien feststellen. GILBERT sagt hier, die primitiven Ursidae besäßen einen mächtigen



Knochen, während er bei den hochspezialisierten Feliden nur ganz gering entwickelt sei. Was den letzten Punkt betrifft, so drängt sich die Frage auf, ob die Kleinheit des Os penis bei den Feliden primär oder sekundär entstanden zu denken sei. Wäre sie eine primäre Erscheinung, so müßte der kleine Knochen neu aufgetreten sein. Oder aber die Katzen könnten von Formen mit größerem Knochen abstammen. Dann wäre die Kleinheit der Eichel und des Knochens gerade ein Ausdruck höherer Spezialisierung. Nun wissen wir, daß den Formen, von denen wir die Katzen abzuleiten pflegen, *Fossa* und *Viverriden*, eine wohlentwickelte Glans mit Knochen zukommt, wie die starke Entwicklung der Glans und des Os penis ja überhaupt ein sehr verbreiteter Charakter der Karnivoren ist. Es liegt daher meines Erachtens näher, das Os penis der Feliden als ein rudimentäres Organ aufzufassen, das seine Funktion als Stütze der Glans mit der Verkleinerung der letzteren eingebüßt hat. Dies würde in Einklang stehen mit der weitgehenden Spezialisierung der Katzen.

Gerade bei den Karnivoren zeigt sich deutlich, daß eine Art von Korrelationsverhältnis besteht zwischen dem Grad der Ausbildung des Corpus fibrosum und des Os penis. Bei den Bären, Mardern und Hunden ist der Schaft des Penis ein selbst bei höchster Erektion noch biegsames Gebilde. Ich erinnere nur an die Drehung und Dehnung, die der Schaft des Hundepenis während des „Hängens“ erleidet. Hier ist der rigide, einzuführende Teil lediglich die durch ihren Knochen hierzu in den Stand gesetzte Glans. Wo bei Raubtieren eine Glans ohne Knochen vorkommt, übernehmen die Corpora fibrosa wieder die Aufgabe, dem Kopulationsorgan als Stütze zu dienen, z. B. bei *Felis* und *Hyaena*.

Bemerkenswert ist, daß der Penisknochen in gewissen Gruppen außerordentlich häufig auftritt, z. B. bei Karnivoren, Chiropteren und Nagern, während er in anderen Ordnungen niemals vorkommt, wie bei den Ungulaten und Cetaceen. In der Primatenreihe ist meist ein Os penis vorhanden, auch bei den Anthropoiden. Die Knochenlosigkeit der Glans beim Menschen dürfte daher wohl ein sekundär erworbenes Kennzeichen sein.

Einer weiten Verbreitung erfreut sich der Penisknochen innerhalb der Ordnung der Nager. In der Literatur finden wir eine ganze Reihe von Angaben über den Penis der Rodentien, z. B. bei OWEN (40) und CARUS und OTTO (5), aber hier sei hauptsächlich auf das neueste, zusammenfassende Werk von TULLBERG (54) hingewiesen. Darin finden wir außerordentlich genaue, zahl-

reiche und vollständige Angaben über die Organisationsverhältnisse dieser Ordnung und speziell auch über die Kopulationsorgane. Die meisten Angaben, die ich hier anführe, sind daher TULLBERG entnommen. Ich selbst habe einige Muriden, *Lepus*, *Cavia*, *Hystrix*, *Sciurus*, *Alactaga* untersucht.

Die zwei großen Unterordnungen der Nager, *Simplicidentatae* und *Duplicidentatae*, unterscheiden sich auch durch den Bau des Penis. Bei den letzteren findet sich kein Knochen und der Penis verläuft geraden Weges nach hinten. Bei den *Simplicidentaten* ist der Penis fast immer lang und knieförmig geknickt, die allermeisten besitzen ein *Os penis*.

Innerhalb der einzelnen Tribus, Familien etc. findet man auch hier wieder übereinstimmende Züge. So besitzen die *Hystriknognathen* z. B. ein langes *Os penis* und unter der Harnröhrenmündung einen tiefen Blindsack, dessen Grund bei den Kaviaden 2 Stacheln trägt. — Ich habe bei *Hystrix cristata* am frischen Präparat den Blindsack herausgedrückt. Er rollt sich dann wie ein Handschuhfinger nach außen, zieht sich aber, sowie der Druck nachläßt, außerordentlich schnell wieder zurück. — Bei *Cavia cobaya* treten, wie ich beobachten konnte, bei der Erektion die 2 erwähnten Stacheln an der Basis des Blindsackes frei über die Eicheloberfläche hervor. RETTERER (47) vergleicht die erigierte Eichel des Meerschweinchens mit der Brause einer Gießkanne und mit dem erigierten Hengstpenis. Diese auffallende Verbreiterung wird eben durch jenen Blindsack ermöglicht. — Erwähnt sei noch, daß die Stachelbewaffnung des Penis von *Coelogenys paca* nach OWEN (40) und JONES (24) noch viel bedeutender ist als bei *Cavia*.

In der Tribus der *Sciurognathi* fehlt der Blindschlauch der *Hystriknognathen*. Bei *Ctenodactylus* findet sich „vielleicht eine Andeutung davon“. Im übrigen unterliegt die Form der Glans bei den *Ctenodaktyloideen*, *Anomaluroideen* und *Myoideen* großen Schwankungen; ein *Os penis* ist fast immer vorhanden.

In der Subsectio der *Dipodiformes* zeigt die Glans höchst eigentümliche Formen, sie ist mit allerhand Furchen versehen etc. Bei *Sminthus subtilis* enthält sie eine tiefe Höhlung. *Dipus* zeigt 2 sehr große Stacheln auf der Glans, die bei CARUS und OTTO (5), sowie bei WAGNER (55) bereits beschrieben und abgebildet sind. Bei *Alactaga iaculus* fehlen diese Stacheln, wie ich an einem Präparate des hiesigen zoologischen Instituts bestätigen konnte.

Besonders interessant sind die Strukturverhältnisse der Glans

bei den Muriden, und ich gehe deshalb genauer darauf ein, weil GILBERT (17), der bei *Mus* und *Arvicola* die gleichen Dinge beobachtet hat, zu einer ganz anderen Deutung gelangt ist als TULLBERG, der allerdings über ein viel größeres Material verfügte. Uebrigens zitiert TULLBERG die GILBERTSche Arbeit nicht.

GILBERT stellt fest, daß der Penisknochen der Muriden im wesentlichen die Form einer „Mandoline“ hat. Bei *Mus* trägt diese vorn eine einfache Knorpelhaube, dagegen bei *Cricetus* und den Arvikoliden 3 beweglich mit ihr verbundene Knorpelstäbe. Beide Einrichtungen hält GILBERT für morphologisch verschiedene Typen und mißt ihnen eine verschiedene biologische Bedeutung bei, worauf wir noch zurückkommen werden.

TULLBERGS Befunde decken sich mit denen von GILBERT, doch gelingt es ihm, an der Hand einer großen Reihe von Abbildungen den Beweis zu liefern, daß zwischen den beiden scheinbar grundverschiedenen Formen eine ganze Reihe von Uebergängen existieren, daß beide nur Variationen desselben Themas sind. Bei *Cricetus frumentarius* findet sich im Innern der Glans eine Papille, von TULLBERG als *Papilla centralis* bezeichnet. Dorsal und lateral davon liegen 3 Papillen, die *Pap. dorsalis* und die 2 *Pap. laterales*. Ventral von der *Pap. centralis* liegt endlich noch eine platte, zweilappige Papille, die *Pap. lingualis*, über der sich die Urethra öffnet. In die zentralen und die 2 lateralen Papillen entsendet nun das „*Manubrium ossis penis*“, GILBERTS „Mandoline“, 3 Fortsätze „*Dentes ossis penis*“ TULLBERG.

Diese Grundform findet sich häufig bei Muriden wieder, z. B. bei *Arvicola amphibius*, *Fiber zibethicus*, *Cuniculus torquatus*, *Myodes lemmus* (bereits von RATHKE [45] beschrieben). Bei *Ellobius talpinus*, der derselben Familie angehört, fehlen jedoch die Papillen und das *Os penis* ist einfach. In der Familie der *Hesperomyidae* kommen Schwankungen in der Größe der Papillen vor, die Anordnung bleibt jedoch gewahrt. Bei *Mus decumanus* ist nur die *Pap. centralis* und die *Pap. lingualis* vollständig ausgebildet, am *Manubrium ossis penis* ist nur der *Dens centralis* entwickelt, der GILBERTS „Knorpelhaube“ entspricht. Auch bei anderen Muriden schwankt die Ausbildung der einzelnen Papillen, die nicht in der Vollständigkeit, wie bei den Arvikoliden und *Cricetiden*, ausgebildet sind. Die Familie der *Gerbilliden* verhält sich wie *Mus*.

Höchst eigentümliche Verhältnisse treffen wir in der Familie der *Sciuromorphen* an. *Haplodon rufus* besitzt eine

zweigespaltene Glans mit ebensolchem Knochen. Es dürfte dies der einzige Fall der Spaltung des Penis bei einem monodelphen Säugetier sein. TULLBERG (53) hält diese Duplizität bei Haplodon für den Ausgangspunkt der stark asymmetrischen Form der Glans und des Os penis bei anderen Sciuriden. Er stellt sich den Hergang so vor, daß die rechte Spitze des gespaltenen Knochens reduziert und die linke stärker ausgebildet wird.

Er sieht hierin einen analogen Prozeß zu der Entstehung des ungespaltenen, asymmetrischen Penis von *Macropus* aus dem gespaltenen der übrigen Marsupialier. Es wäre von großem Interesse, wenn sich derselbe Prozeß in zwei so verschiedenen Ordnungen der Säugetiere unabhängig voneinander abgespielt hätte, indessen handelt es sich hier natürlich lediglich um eine Hypothese.

Bekannt und bereits des genaueren geschildert ist der Bau der Eichel und des Penisknochens von *Sciurus vulgaris* (GILBERT). Neue Angaben finden wir bei TULLBERG (54) über ganz ungewöhnliche Formverschiedenheiten der Glans penis innerhalb der Gattung *Sciurus*. Ich verweise hier auf Tafel 51 der TULLBERGSchen Arbeit, auf der der freie Teil des Penis mehrerer Arten von *Sciurus* abgebildet ist. Die Verschiedenheiten, die hier auftreten, gehen so weit, daß bei einer Art, *Sc. hudsonicus*, die fadenförmige Glans keinen Knochen trägt, der sonst den Sciuriden zukommt. Gemeinsam ist den *Sciurus*-Arten nur die Neigung zur Asymmetrie der Penisspitze. *Sciuropterus* besitzt nach TULLBERG einen langen Knochen.

Bei *Spermophilus* hat GILBERT einen sehr bemerkenswerten Befund festgestellt. Das distale Ende des schaufelförmigen, asymmetrischen Penisknochens ist hier von einer dünnen Epithellage überzogen. Während der Brunst reißt dies Epithel und der Knochen ragt frei über die Oberfläche der Glans hervor. Die biologische Bedeutung dieser Einrichtung wird später besprochen werden.

*Castor fiber* zeigt eine starke Entwicklung des Penisknochens und die Andeutung einer Papilla lingualis. Bei den *Geomys* endlich finden wir wieder die Papilla centralis und lingualis angedeutet.

Der Schaft des Penis weist bei einigen Nagern, z. B. bei *Graphiurus murinus*, die Besonderheit auf, daß das Corpus spongiosum ein Stück weit getrennt vom Corpus fibrosum verläuft.

Den meisten Nagern ist eine Abknickung des nach hinten gerichteten Penis gemeinsam. Meist öffnet sich das Praeputium

unmittelbar vor dem Anus. Bei einigen Formen, z. B. Mus, rückt seine Oeffnung weiter nach vorn. — Hingewiesen sei hier auch noch auf diese exzessive Entwicklung der accessorischen Drüsen, der Glandulae prostaticae und vesicales bei den Simplicidentaten, denen eine große, später zu erörternde, biologische Bedeutung zukommt.

Bevor wir die Rodentien verlassen, möchte ich noch einmal betonen, wie dankenswert und wichtig die Untersuchungen TULLBERGS für die Kenntnis dieser Tiere sind. Sie ermöglichen die Gewinnung vergleichender Gesichtspunkte, die jedem, der nicht über ein ungeheures Material verfügt, sonst verschlossen sind. Aus TULLBERGS Material kann man folgendes entnehmen:

Die Gesamtform des Nagerpenis ist meist die eines geknickten nach hinten gerichteten Cylinders.

Während die Duplicidentaten kein Os penis besitzen, kommt ein solches den allermeisten Simplicidentaten zu.

Die Hystrikognathen und Muriformen lassen je einen Grundtypus erkennen, der verschiedenartig variiert wird. Bei den Sciuromorphen ist dieser Typus weniger leicht erkennbar. Gänzlich isoliert steht die Verschiedenheit der Glans bei einzelnen Arten der Gattung Sciurus da.

Weniger genau informiert sind wir über den Bau des Penis der Insektivoren. Ich selbst habe den Penis von Erinaceus europaeus, Centetes ecaudatus und Talpa europaea untersucht.

Der Penis des Igels ist dick, cylindrisch, von einer glatten, prall anliegenden Haut bekleidet. Vorn an der Glans erhebt sich die Haut zu einer Ringfalte, die an das Praeputium des Menschen erinnert, und aus der die Glans knopfartig hervorragt. CARUS und OTTO (5) lassen das frei hervorstehende Harnröhrenende von „Knorpelmasse“ umgeben sein. In der Tat handelt es sich nur um fibröses Gewebe. Der Querschnitt des Penis zeigt ein deutliches Septum zwischen den beiden fast knorpelharten Hälften des Corpus fibrosum. Das Corpus spongiosum ist sehr stark entwickelt und von einer dicken, fibrösen Scheide umgeben. Taf. I, Fig. 5a und b zeigt den Penis des Igels im Quer- und Längsschnitt.

Höchst auffallend ist das freie Ende des Penis von Centetes ecaudatus gestaltet. Hier verjüngt sich der Penis ganz plötzlich zu einem langen, feinen, spiral gedrehten Faden, der an den Processus urethralis einiger Wiederkäuer erinnert. Ob es sich um

ein bei der Begattung aktiv beteiligtes, d. h. erektiles Gebilde handelt, überhaupt wie sich der Anhang bei der Erektion verhält, vermag ich nicht anzugeben. Eine Zerschneidung des Penis konnte ich nicht vornehmen, da nur ein Exemplar, das zu Demonstrationszwecken dienen soll, vorhanden war.

Der Penis des Maulwurfs ist dünn, lang, fadenförmig und spitz, ohne eigentliche Glans. Die Haut ist am freien Teil des Penis leicht gerunzelt. Der Querschnitt zeigt ein paariges Corpus fibrosum mit derber Scheide und stark entwickeltem Septum. Neuerdings gibt RAUTHER (46) an, im Penis des Maulwurfs finde sich accessorisches Schwellgewebe wie bei den Fledermäusen, ich habe es jedoch nicht finden können.

Ein Os penis finde ich bei keiner der drei untersuchten Formen. Gemeinsame Kennzeichen lassen sich sonst kaum aufstellen. Bei Talpa und Erinaceus ist das Corpus fibrosum paarig.

Besonders auffallen muß die Verschiedenheit des distalen Penisabschnittes bei Erinaceus und Centetes, die einigermaßen an die starken Formschwankungen in der Gattung Sciurus erinnert. Bei OWEN (40) finde ich eine Abbildung des Penis von Rhynchocyon, der in seinem Gesamthabitus am meisten an den von Talpa erinnert.

Der Penis der Karnivoren ist meist mit einem wohlentwickelten Os penis versehen. Bei den Ursiden, Kaniden, den meisten Mardern und Viverren nimmt die Eichel eine außerordentliche Länge an und dementsprechend auch der sie stützende Penisknochen.

Ich selbst habe den Penis vom Lippenbären, Iltis, Haushund, Ichneumon, Mungo und den der Hauskatze untersucht. Penisknochen liegen mir von folgenden Karnivoren vor: Eisbär, Waschbär, Haushund, Schakal, Iltis, Wiesel, Kater, Zeboramanguste. Außerdem konnte ich am lebenden Tier den Penis beobachten bei Hyaena crocuta, Genetta tigrina, Canis lupus, sowie verschiedenen Katzenarten.

Die wichtigsten Eigentümlichkeiten des Karnivorenpenis soll uns der Penis des Hundes veranschaulichen (Textfig. 1).

Der Hundepenis ist äußerlich vor allem durch die ungewöhnliche Länge seiner Eichel ausgezeichnet. Der Schaft, den unsere Abbildung abgeschnitten darstellt, ist kurz, dünn und biegsam und bleibt es selbst im Stadium der Erektion. Das Corpus fibrosum ist mit einem medianen Septum versehen. Die Fortsetzung dieses Septums bildet ein langer, rinnenförmiger Knochen, der der

Harnröhre als Dach dient. Nach vorn endigt er mit einem scheinbar knorpeligen, in der Tat bindegewebigen, spitzen Anhang. Die Glans penis ist aus zwei Schwellkörpern zusammengesetzt, dem Corpus cavernosum glandis im engeren Sinne, einem langen, röhrenförmigen Körper, und dem Bulbus glandis, der dem hinteren, dicken, rauhen Ende des Knochens aufsitzt. Dieser Knoten ist für die Hunde charakteristisch; über seine Funktion werden wir noch zu reden haben.

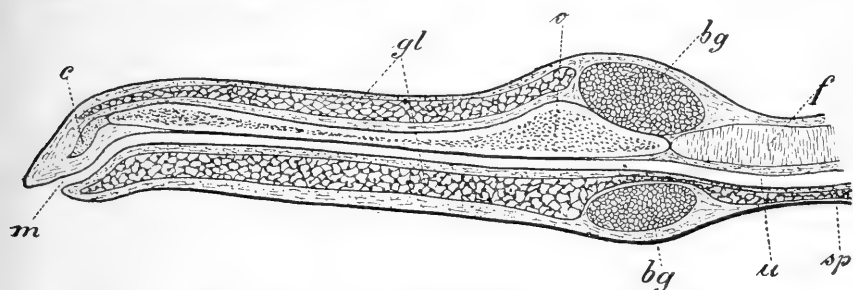


Fig. 1. Penis des Hundes (schematisch). *u* Urethra, *m* deren Mündung, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum, *gl* Glans penis, *bg* Bulbus glandis, *o* Os penis, *c* dessen knorpelartiger Fortsatz.

Den Kaniden, Ursiden und Mardern ist die bedeutende Länge der knochentragenden Eichel und die Kürze und Biegsamkeit des Schaftes gemeinsam. Von Viverren besitzt die Zebra-manguste einen langen, Ichneumon und Mungo dagegen einen kurzen Penisknochen. Nach übereinstimmenden Literaturangaben fehlt den Oktodontiden der Knochen. Auffallen muß das gänzliche Fehlen des Os penis bei den Hyänen. Hier ist das Corpus fibrosum sehr stark entwickelt, während die Glans, obwohl gut ausgebildet, nur kurz ist. Der erigierte Penis besitzt eine Länge und Stärke, die an den der Equiden erinnert. Der Penis der Feliden endlich unterscheidet sich von dem der übrigen Karnivoren durch den Mangel einer Eichel. Eine minimale Ansammlung von kavernösem Gewebe am distalen Ende des Corpus spongiosum kann man wenigstens kaum als solche bezeichnen. Diese äußerst rudimentäre Eichel trägt einen gleichfalls rudimentären Knochen, dessen konstantes Vorkommen beim Kater zuerst von ARNDT (1) nachgewiesen worden ist. Der gesamte Katzenpenis ist sehr kurz und in der Ruhe nach hinten gerichtet. In der Erektion stellt er einen kurzen, spitzen Kegel vor. Bei vielen Katzen, z. B. der Hauskatze, trägt der distale Teil des Penis ziemlich scharfe, nach rückwärts gerichtete Stacheln, während bei den übrigen Karnivoren

die Haut des Penis glatt ist. — Daß der Karnivorenpenis ein Septum corporis fibrosi besitzt, ergibt sich nach dem oben (p. 58) Gesagten, aus dem häufigen Vorkommen eines Penisknochens.

Dem Penis der Ursiden ähnelt sehr der der Pinnipedier, was die Kleinheit des Schaftes und Länge und Stärke des Os penis betrifft. Ich habe den Penis von *Phoca vitulina*, *Otaria jubata* und *Trichechus rosmarus* speziell auf den Bau des Penisknochens untersucht. Das Walroß besitzt wohl den größten Knochen, der überhaupt in einem Säugetierpenis vorkommt. Er erreicht die Länge von 55 cm, ist an der Basis rauh und dick, verjüngt sich dann und schwillt an der Spitze wieder knopfförmig an; er ist im ganzen schwach S-förmig gebogen, doch nicht so stark, wie der Penisknochen des Waschbären, der ganz bedeutend gekrümmt ist. Der Querschnitt des Walroßpenis zeigt ein starkes, aber an einigen Stellen durchbrochenes Septum corporis fibrosi, das von einer derben fibrösen Hülle umgeben ist. Das Corpus spongiosum ist dünn und zeigt kreisrunden Querschnitt. Die Urethralmündung liegt unter dem knopfartig vorspringenden Ende des Penisknochens. An der Ventralfläche ziehen zwei Retraktoren zur Glans. — Ganz entsprechend verhalten sich die Penes von *Phoca* und *Otaria*.

Wir können also bei der überwiegenden Mehrzahl der Karnivoren (mit Einschluß der Pinnipedier) einen bestimmten Typus des Penis erkennen: Es kommt hier, wie bei keiner anderen Ordnung, zu einem Ueberwiegen der Glans mit dem Os penis über den Schaft, der schließlich nur ein bewegliches Verbindungsstück zwischen der Glans und dem Körper des Tieres darstellen kann. Ausnahmen hiervon kommen bei einigen Formen unvermittelt vor (Oktodontiden), sonst meist bei größeren Familien (Hyäniden und Feliden).

Angaben über den Penis und die mannigfaltigen Formen des Penisknochens der Raubtiere findet man bei CARUS und OTTO (5), GEGENBAUR (14), WAGNER (55), ARNDT (1) und GILBERT (17), sowie in den Lehrbüchern der vergleichenden und Veterinäranatomie.

Ueber den Penis der Chiropteren finden wir Angaben bei GILBERT (17), der einen Sagittalschnitt durch den Penis von *Vespertilio murinus* abbildet. Mir selbst liegt nur das Urogenitalsystem von *Pteropus edulis* in einem Schaupräparat der zoologischen Sammlung, sowie ein stark durch Alkoholkonservierung geschrumpfter Penis von *Vesperugo serotinus* vor. Außerdem findet man genauere Daten bei ROBIN (48) und RAUTHER (46).



GILBERT beschreibt den Penis von *Vespertilio murinus* als dadurch von dem anderer Tiere unterschieden, daß das Corpus fibrosum einen weitmaschigen Bau zeigt mit zarten Bindegewebslamellen. Die Glans sei sehr stark entwickelt, stehe aber nicht in Verbindung mit dem Corpus spongiosum. Sie wird durch ein „pfeilspitzenförmiges“, gegabeltes Os penis gestützt.

*Vesperugo serotinus* besitzt einen Penisknochen von 3 mm Länge. Ein Praeputium fehlt, die allgemeine Körperhaut überzieht ohne Faltenbildung den Penis pendulus.

Genauere Angaben über den Chiropterenpenis finden wir bei ROBIN (48). Interessant ist die Angabe, daß da, wo im Fledermauspenis kein Knochen vorhanden ist, „histologische Spuren“ davon auffindbar sind.

Bei den Megachiropteren ist die Glans im allgemeinen cylindrisch, des Corpus fibrosum ragt in sie hinein. Der Penisknochen liegt in der Glans oberhalb der Harnröhre. Seine Form ist außerordentlich variabel. Er kann sattelförmig die ganze Eichel umfassen, und er kann reduziert sein zu einem „stylet à peine visible“.

Sehr häufig finden sich Rinnenbildungen in der Glans, die, meist ventral gelegen, sich auf die Dorsalfläche erstrecken können. Am häufigsten ist die Cylinderform der Eichel; indessen kommen auch fadenförmige Verlängerungen vor, und auch sonst schwankt die Form nicht unerheblich. Bei *Vespertilio murinus* ist das Corpus fibrosum der ganzen Länge nach durch eine Scheidewand geteilt. Sie endet, wie ERCOLANI (10) festgestellt hat, mit einem rudimentären Penisknochen. Derselbe Forscher hat gezeigt, daß die Glans größtenteils aus zwei erektilen Körpern besteht, die das Vorderende des Corpus fibrosum umfassen.

ERCOLANI (10) bildet einen Querschnitt durch die Glans von *Vespertilio murinus* ab, auf dem die Anordnung der beiden Schwellkörper dargestellt ist. In neuester Zeit bestätigt RAUTHER (46), ERCOLANIS Befund, daß außer dem Corpus fibrosum und Spongiosum noch ein dritter Schwellkörper vorkommt, der hauptsächlich die Glans bildet. Während ERCOLANI, DISSELHORST und auch GILBERT angeben, dem Chiropterenpenis mangle eine Vorhaut, findet RAUTHER sie sehr deutlich ausgeprägt und scharf von der eigentlichen Glans gesondert. „Das Praeputium ist sehr dick und enthält im subkutanen Gewebe den größten Teil des accessorischen Schwellkörpers. — „*Vesperugo-Plecotus-Hipposideros* stellen eine Reihe der, innerhalb welcher wohl *Vesperugo* als die primitivste, *Hipposideros* als die fortgeschrittenste Form

gelten darf. Der Uebergang zwischen beiden wird durch *Plecotus* veranschaulicht. Das Ziel dieser Entwicklungsreihe ist die Konzentration des schwellbaren Gewebes auf den Eichelabschnitt (*Hipposideros*); *Vesperugo* dagegen steht im Bau des Penis Verhältnissen nahe, wie sie sich z. B. bei Edentaten (*Myrmecophaga*) finden, wo die gesamte behaarte Haut des Begattungsorganes von Schwellgewebe unterpolstert ist, die Penisspitze nicht in Praeputium und eigentliche Glans differenziert ist.“

Das accessorische Gewebe umgreift also den distalen Teil des Corpus fibrosum seitlich und erstreckt sich entweder in die Vorhautduplikatur (*Vesperugo*), oder in die Glans (*Hipposideros*).

Der einzige Penis von *Vesperugo serotinus*, der mir zur Verfügung stand, war so schlecht konserviert, daß er feinere Untersuchungen nicht zuließ. Ich konnte nur feststellen, daß der spitze, hinten gegabelte Knochen von einer dicken kavernösen Anschwellung umgeben ist.

Ein Präparat des Penis von *Pteropus edulis* habe ich nur in toto untersuchen können. Ich konnte keinen Knochen durchfühlen, so daß es sich wohl um eine der erwähnten Formen mit rudimentärem Knochen handelt. Die Glans ist von einer stark behaarten Haut bedeckt, die ein richtiges Praeputium bildet.

Gemeinsam ist den Chiropteren ein Penis pendulus, mit vorhandenem oder in seinen Spuren erkennbare Knochen. Das kavernöse Gewebe am distalen Penisende zeigt Besonderheiten, die auf primitive Zustände hinweisen dürften.

Ganz spärlich sind die Angaben über den Penis der Lemuren in der Literatur. HUXLEY (23) gibt an, bei den Halbaffen komme ein Os penis vor. CARUS und OTTO (5) bilden den Penis von *Nycticebus (Stenops) tardigradus* ab mit kurzer Beschreibung: „Der Eichelkranz bildet ein starkes Blatt, aus dessen Mitte der nur mit einer feinen Haut bekleidete Rutenknochen knopfförmig hervorragt.“

Der Penis von *Galago montei* ist lang und ziemlich dünn, das Corpus fibrosum mit Septum. Die Glans ist sehr lang, von einem langen Os penis gestützt, das an der Spitze knopfförmig hervorragt, von einer Ringfurche umgeben. Unter ihm mündet die Urethra. Die Haut der Eichel ist, ähnlich wie bei der Hauskatze, mit kurzen, spitzen Stacheln besetzt.

Von platyrrhinen Affen konnte ich nur *Hapale iacchus* auf den Bau des Penis untersuchen; auch fand ich keine Literaturangaben über den Penis der amerikanischen Affen. Der Penis ist

hier in seiner *Pars pendula* kurz. Die Glans ist konisch, von einem wohlausgebildeten Praeputium bedeckt, ihre Haut behaart. Einen Penisknochen konnte ich nicht auffinden. Doch möchte ich von der einen Art aus keine weitergehenden Schlüsse ziehen.

Den Penis der katarhinen Affen dagegen konnte ich an *Cynocephalus sphinx*, *Macacus niger* und *Macacus cynomolgus* untersuchen. Außerdem liegt mir ein Penisknochen von *Cynocephalus spec.* vor. Die Konfiguration des erigierten Penis konnte ich an Makaken, Meerkatzen, Pavianen und einem jungen Chimpanse beobachten.

Der Penis der katarhinen Affen ähnelt in seinem ganzen Aufbau dem des Menschen sehr, d. h. er besitzt einen stark entwickelten Schaft mit paarigem *Corpus fibrosum* und eine wohl-abgesetzte Eichel, die im wesentlichen in ihrer Form der menschlichen gleicht. Einen wesentlichen Unterschied bildet dagegen das Vorhandensein eines Penisknochens bei den Affen, im Gegensatz zum Menschen. Das *Os penis* scheint bei allen Katarhinen vorzukommen. Bei Makaken und Pavianen zeigt die *Corona glandis* mehrere Einkerbungen, so daß die Eichel einen gelappten Rand erhält. Auffallend dünn, mit schwach abgesetzter, kleiner Eichel ist der Penis von Orang und Chimpanse.

Auf den Bau des menschlichen Penis gehe ich hier nicht näher ein und verweise auf die Lehrbücher der menschlichen Anatomie<sup>1)</sup>. Erwähnt sei hier nur, daß der Penis *humanus* infolge des aufrechten Ganges weit mehr zum Penis *pendulus* geworden ist, als bei den Affen. Auch bei den Anthropoiden hängt in der Ruhe nur ein kurzes Stück frei herab, während ein größerer Teil an die Bauchwand angeheftet ist. Beim Menschen ist dies gar nicht mehr der Fall, infolgedessen ist der innerhalb des Praeputiums gelegene Teil viel kürzer. Daß die Knochenlosigkeit der menschlichen Eichel als sekundär erworben zu betrachten ist, wurde bereits hervorgehoben.

## II. Allgemeine Betrachtungen.

Versuchen wir nun, aus diesem Material allgemeine, vergleichende Gesichtspunkte zu gewinnen, so stoßen wir auf bedeutende Schwierigkeiten und sehen aufs neue die Wahrheit des

---

1) Es sei besonders auf das Werk von KOBELT „Ueber die männlichen und weiblichen Wollustorgane“, Freiburg i. Br. 1844, verwiesen.

alten Satzes ein, daß kein Organ des Säugetierkörpers so vielgestaltig ist, wie das Begattungsorgan. Trotzdem lassen sich einige Schlüsse von allgemeinerer Bedeutung ziehen, und es dürfte immerhin lohnen, die vielgestaltigen Formschwankungen hier zusammenfassend zu betrachten.

Der Penis der Säugetiere ist, seinem Zweck entsprechend, in der Erektion ein annähernd cylindrischer Auswuchs des Säugetierkörpers, bestehend aus einem starren, fibrösen Teil, dem ein weiches, reizempfindendes Rohr, das Corpus spongiosum, angeheftet ist, das in einem großen Teil der Fälle an seinem distalen Ende die Glans trägt. Eine Ausnahme von der gewöhnlichen cylindrischen Form bildet meines Wissens nur der Penis des Faultiers, der hypospadisch, rinnenförmig ist. Ueber die Formänderung, die dies rudimentäre Glied während der Erektion erleidet, ist mir nichts bekannt; doch dürfte die Vermutung berechtigt sein, daß dann die Ränder der Harnsamenrinne sich aneinanderfügen und so doch eine Art von Rohr zustande bringen.

Die Länge und Dicke des Penis unterliegt nun bei den verschiedenen Säugern großen Schwankungen, die ich in einer Tabelle kurz zusammenfasse.

Unter-Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethral-mündung
Marsupialia	Polyprotodontia	Dasyurus	gebogen, dorsaler Anhang	angedeutet zweilappig	fehlt	zwei Rinnen
		Didelphis	gebogen	gespalten	fehlt	zwei tiefe getrennte Halbrinnen
	Diprotodontia	Macropus	gebogen	fehlt. Vorderende einfach, spitz	fehlt	ventral hinter der Spitze
Placentalia	Bradytheria	Bradypus	sehr kurz, ventral gespalten	gefurcht	fehlt	hypospadisch, an der Basis
		Dasyus	sehr lang, in der Ruhe spiral gewunden	spitz. Accessorisches Schwellgewebe	fehlt	an der Spitze
	Denticeta	Phocaena	S-förmig gebogen	nicht vorhanden. Ende spitz	fehlt	etwas ventral
	Rodentia	Lepus	gerade	fehlt	fehlt	etwas ventral
		Hystrix		lang, mit Blindsack		
		Cavia	gebogen	ebenso, zwei Stacheln	lang	ventral

Unter-Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethral-mündung
Placentalia	Rodentia	Mus und Muridae im allgemeinen	geknickt, läuft am Bauch nach vorn	gut entwickelt, mit Papillen	Manubrium und Dentes, deren Zahl und Ausbildung der der Papillen entspricht	ventral
		Sciurus	gebogen	sehr verschieden, bei Vulgaris unsymmetrisch, lang	meist lang, unsymmetrisch, kann fehlen	unsymmetrisch
		Castor	gebogen	lang	lang	etwas ventral
	Proboscidea	Elephas	Sehr groß und dick, unvollkommenes Septum	Kapuzenfortsatz	fehlt	Y-förmig, ventral
		Hyrax	nach hinten gebogen, Septum unvollständig	stumpf	fehlt	etwas ventral
	Perissodactyla	Equus	sehr lang und dick, ohne Septum	groß, pilzförmig	fehlt	kurzer Proc. urethralis
		Tapirus		sehr groß, mit mehreren Vorsprüngen		auf breiter Fläche
		Rhinoceros				pilzförmiger Processus urethralis
	Artiodactyla	Sus	dünn, S-förmige Krümmung, Septum fehlt	nicht vorhanden. Spitze gedreht		schief gelegener Schlitz
		Bos, Portax		fehlt. Leichte Drehung der Spitze		unsymmetrisch gelegene Papille
		Camelopardalis, Ovis, Capra, mehrere Antilopen, Moschus		scheinbare Eichelbildung. Starke Asymmetrie		unsymmetrisch gelegener Processus urethralis
		Cervus		Spitze symmetrisch		median gelegene Papille
	Mysticeta	Balaena	S-förmig gebogen	fehlt	fehlt	ventral
		Centetes	stark, kurz	langer Spiralfaden	fehlt	am Ende des Fadens
	Insectivora	Erinaceus	dick, mit Septum	stumpf	fehlt	etwas ventral
		Talpa	dünn, lang mit Septum	spitz	fehlt	ventral
	Chiroptera	verschiedene Gattungen	Penis pendulus mit Septum	mit accessorischem Schwellgewebe	vorhanden oder rudimentär	an der Spitze

Unter- Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethral- mündung
Placentalia	Carnivora	Canis	weich, kurz, mit Septum	sehr groß, mit zwei Schwell- körpern	lang, rinnen- förmig	ventral
		Ursus	weich, kurz, mit Septum	sehr lang	sehr lang	ventral
		Herpestes	länger als bei Canis	mäßig lang	kürzer als bei Canis und Ursus	ventral
		Putorius	sehr kurz	sehr lang	sehr lang, un- symmetrisch	ventral, un- symmetrisch
		Felis	kurz, Septum	rudimentär	sehr klein	ventral
		Hyaena	lang	kurz, konisch	fehlt	ventral
	Pinnipedia	Otaria, Phoca, Trichechus	kurz, biegsam mit Septum	sehr lang	sehr lang	ventral
	Prosimiae	Galago	mit Septum	sehr lang	lang	ventral
	Primates	Cyno- cephalus	stark, mit Septum	Corona glandis mit Einkerbungen	klein	etwas dorsal
		Simia	stark, mit Septum	klein, schwach ab- gesetzt	klein	etwas ventral
		Homo	stark, mit Septum	gut ent- wickelt, ko- nisch	fehlt	etwas ventral

Wenn wir diese große, zunächst anscheinend regellose Fülle von Formen genauer betrachten, so finden wir trotz aller Vielgestaltigkeit doch gewisse Grundtypen. Nehmen wir zunächst als Beispiel die Huftiere heraus, so können wir feststellen, daß allen das Fehlen eines Os penis gemeinsam ist. Gehen wir weiter, so finden wir wieder zwei verschiedene Typen, von denen der eine den Perissodaktylen, der andere den Artiodaktylen eigentümlich ist. Die ersteren besitzen durchweg einen außerordentlich großen, langen und dicken Penis, mit stark entwickelter Glans. Dagegen finden wir bei den Paarzechern eine lange, dünne Rute mit S-förmiger Krümmung, bei fehlender Eichel. Niemals tritt bei einem Wiederkäuer ein Penis wie der des Pferdes auf. In dieser Hinsicht können wir orthogenetische Prozesse annehmen, d. h. stetig fortschreitende Entwicklungsvorgänge in derselben Richtung. Jede tatsächlich einheitliche Ordnung zeigt solche Grundtypen, die dann in den einzelnen Familien, Gattungen und Arten variiert werden. Diese Formschwankungen treten naturgemäß am häufigsten und stärksten am distalen Ende des Penis auf, das ja in Beziehung stehen muß zu dem gleichfalls schwankenden Bau der

weiblichen Geschlechtsorgane. Ich erinnere an die verschiedene Ausbildung des freien Penisendes bei den Wiederkäuern und den Schweinen bei sonst ganz übereinstimmendem Bau.

Bei den Beutlern ist der Schaft des Penis ebenfalls überall gleich gestaltet, während das freie Ende alle möglichen Uebergänge von einer einfachen Spitze bis zu einer vollständigen Gabelung aufweist. Wir haben hierin wohl zweifellos eine Anpassung an die zwei Scheiden des Weibchens zu erblicken.

Diese Anpassung an den weiblichen Genitalkanal erreicht bei verschiedenen Säugetieren einen sehr ungleichartigen Grad der Ausbildung. In manchen Fällen (*Equus*, *Tapirus*) muß der Penis wegen seiner bedeutenden Länge und Dicke die gesamte Scheide ausfüllen. Bei manchen Wiederkäuern dagegen (z. B. *Bos*) wird der dünne Penis des Lumen der weiten Vagina bei weitem nicht ausfüllen können. Bei den Feliden ist es wieder die Kürze des Penis, die in einem Mißverhältnis zu der Länge der Scheide steht.

Als spezielle Anpassung an den Bau der weiblichen Organe haben wir in vielen Fällen die Bildungen am freien Ende des Penis aufzufassen. So scheint mir die Grube der Pferdeeichel mit dem *Processus urethralis* gewissermaßen das Negativ der *Portio vaginalis uteri* zu sein. Der *Processus urethralis* würde dann mit dem *Orificium uteri externum* korrespondieren. Ferner gehört in diese Kategorie die schraubenförmige Rutenspitze des Ebers, die dem gleichfalls schraubenförmigen Lumen der unteren Partie des Uterus entspricht. Nach MARSHALL (30) würde auch der *Processus urethralis* mehrerer Wiederkäuer hierher gehören. Beziehungen zu den weiblichen Teilen sind ferner maßgebend für das Auftreten von Gebilden in der Penishaut, die zur Reizung der Vaginalwand dienen. Hierher rechne ich die Stacheln der Feliden, die mannigfaltigen Horngebilde an der Glans vieler Nager, die umstülpbaren Hautblindsäcke der Hystricomorphen, besonders der Caviaden, sowie die gewaltigen Zähne an der Glans von *Dipus*. Auch die Form des Penisknochens kann zur Reizung der Vagina dienen, z. B. bei *Pteromys* (vergl. CARUS und OTTO) und *Spermophilus* (vergl. GILBERT).

So haben wir in vielen Fällen als maßgebende Faktoren für die Gestaltung des Penis kennen gelernt:

1) die Erreichung genügender Rigidität des Organes, die, in einem gewissen Korrelationsverhältnis, vom *Corpus fibrosum* und *Os penis* geliefert wird;

2) die innige Berührung mit dem weiblichen Genitaltraktus

(Dicke, Länge, Biegsamkeit der Glans), sowie dessen Reizung durch Vorrichtungen am freien Ende des Penis;

3) befruchtungserleichternde Einrichtungen am distalen Ende des Penis (Processus urethralis etc.).

In anderen Fällen aber — und hierin liegt eine große Schwierigkeit — lassen sich solche erklärende Faktoren nicht erkennen. Ich erinnere an die bereits erwähnte Tatsache, daß bei vielen Wiederkäuern der Penis die Vagina bei weitem nicht ausfüllt. Ferner gehören hierher vor allem die unendlich zahlreichen Variationen am Rutenende, für die wir in den allerwenigsten Fällen eine Erklärung aus ihrer Funktion beibringen können. So kann die Glans selbst bei verschiedenen Arten derselben Gattung ganz abweichend gebaut sein (z. B. bei *Sciurus*), obwohl bei diesen Arten keine entsprechenden Verschiedenheiten im Bau des weiblichen Genitalkanals auftreten. Auch für die verschiedenen, oft scheinbar bizarren Formen des Penisknochens können wir uns in der Mehrzahl der Fälle keine befriedigende Erklärung geben. Ich erinnere an die Gabelung bei *Haplodon*, die S-förmige Krümmung beim Waschbären, das nadelöhrförmige Ende beim Marder etc.

So sind wir zwar im stande, verschiedene Formgruppen des Kopulationsorganes zu unterscheiden, aber die Frage, weshalb diese zahllosen Variationen auftreten, finden wir nur in verhältnismäßig wenigen Fällen in befriedigender Weise beantwortet, nämlich da, wo wir die Form aus der Funktion verstehen können.

Daß alle Verschiedenheiten der Form einen Grund haben müssen, wissen wir. In der Mehrzahl der Fälle scheint dieser Grund gewissermaßen als „berechtigte Eigentümlichkeit“ im Plane der Art zu liegen, ohne daß für die Einzelheiten Faktoren nachweisbar wären, die gerade diese Form zwingend verlangten. In der Gesamtanordnung ist der Penis auch in diesen Fällen, wie überhaupt jedes existenzfähige Organ, an seine Funktion angepaßt.

Nur in solchen Fällen, wie die angeführten, läßt sich für uns die Funktion als Grund für die Gestaltung der Einzelheiten im Bau des Penis erkennen. Sonst müssen wir uns damit begnügen, die erwähnten morphologischen Verschiedenheiten festzustellen und nach Möglichkeit wesentliche Typen herauszusuchen, die größeren oder kleineren Tiergruppen gemeinsam sind. Vielleicht werden weitere Untersuchungen hierfür noch genauere Anhaltspunkte ergeben; das eine können wir jedenfalls mit Sicherheit sagen:



Der Begattungsakt läßt sich ausführen und erreicht seinen Zweck trotz einer Mannigfaltigkeit im Bau des dazu nötigen männlichen Organes, wie wir sie bei anderen Organen nicht finden. Daher ist der Form des Penis die größte Möglichkeit der Variation gegeben, die denn auch in größeren oder kleineren Tiergruppen in weitestem Maße ausgenutzt wird.

### III. Vergleichung des Säugetierpenis mit dem der übrigen Amnioten.

Wir haben jetzt die Stellung zu erörtern, die der Penis der Säugetiere den Kopulationsorganen der übrigen Wirbeltiere gegenüber einnimmt. Da bei den Anamniern keine homologen Organe vorkommen, so handelt es sich hier nur um die Amnioten.

Wenn wir uns kurz die Beschaffenheit des Penis bei den Sauropsiden vergegenwärtigen, so haben wir folgende Typen zu unterscheiden:

Bei den Eidechsen und Schlangen liegen zwei hohle Blindschläuche hinter der Afteröffnung unter der Schwanzwurzel, wo sie als leichte Anschwellungen von außen zu fühlen sind. Drückt man auf sie, so treten sie unter handschuhfingerartiger Umstülpung nach außen. Sie tragen auf ihrer Oberfläche eine spiralgig verlaufende tiefe Rinne und sind je nach der Species mit den verschiedensten Falten, Kämme, Stacheln und Zähnen versehen (Taf. I, Fig. 6). Bei manchen Formen ist das Ende jedes Penis wieder gespalten, und die Rinne gabelt sich (Taf. I, Fig. 7).

Ich habe die Kopulationsorgane von *Pelias berus*, *Tropidonotus natrix*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, *Varanus griseus*, *V. spec.*, sowie *Tupinambis teguixin* untersucht und im wesentlichen überall den gleichen Bau angetroffen. Bei *Tropidonotus* finden sich kleine, bei *Pelias* große Knochenzähne, bei *Varanus* und *Tupinambis* zeigt die Haut der Penes eine starke Faltenbildung. Immer stellen die beiden Penisschläuche beim erwachsenen Tier im ausgestülpten Zustand zwei ungefähr cylindrische Körper dar, die aus den beiden seitlichen Kloakenwinkeln hervorragen.

Bei Embryonen von *Pelias berus* kann man feststellen, daß die beiden Penisschläuche, die, wie bereits seit RATHKE (43) bekannt, in diesem Stadium frei über die Körperoberfläche hervorragen, von den seitlichen Partien der vorderen Kloakenlippe

ihren Ursprung nehmen. Auf diese Tatsache ist neuerdings besonderer Wert gelegt worden.

Ueber die Kopulationsorgane der Eidechsen und Schlangen vergleiche besonders LEYDIG (26, 27), CARUS und OTTO (5) die mehrere Abbildungen geben, und UNTERHÖSSEL bei FLEISCHMANN (11).

Bei den Schildkröten und Krokodilen treffen wir einen total verschiedenen Bau des Kopulationsorganes an. Hier handelt es sich um einen unpaaren, soliden Körper, der der ventralen Kloakenwand aufliegt, eine Strecke weit mit ihr verwachsen ist und mit einem nach hinten gerichteten freien Teil endigt. Auf seiner Dorsalfläche besitzt der Penis eine tiefe, mediane Rinne, die auf einer freien Hervorragung des Penis endigt. Das freie Ende variiert in seinen Einzelheiten beträchtlich, doch scheinen mir nach den Präparaten<sup>2</sup>, die ich untersucht habe, zwischen der Form des freien Teiles bei Schildkröten und Krokodilen keine wesentlichen Unterschiede zu bestehen.

Mir lagen zur Untersuchung vor: ein Penis von *Crocodylus spec. in toto*, eine Querschnittsserie durch einen solchen, beides Präparate des anatomisch-biologischen Institutes zu Berlin, ein Penis von *Emys europaea*, von *Thalassochelys corticata* und der Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte, den ich 1901 im Berliner anatomisch-biologischen Institut präpariert habe. An dem letztgenannten Präparat (Taf. I, Fig. 8) sind besonders deutlich die beiden Teile des Schildkrötenpenis zu erkennen. Auf dem basalen Teil verläuft eine Rinne,  $r$ , die sich in ihrem distalen Teil verbreitert und auf einer Spitze,  $s$ , endigt, in der sich die zwei Längswülste vereinigen, die die Rinne begrenzen. Distal von dieser Spitze erheben sich, weiter lateral gelegen, abermals zwei Wülste, die zwischen sich eine zweite Rinne,  $r_1$ , fassen und gleichfalls in einer Spitze,  $s$ , enden. Ob das Sperma von der ersten Rinne auf die zweite bei der Begattung übertritt, vermag ich nicht anzugeben. Ueberhaupt ist mir über die Funktion der beiden Abschnitte die, jeder für sich, die Form eines Penis haben, nichts Genaueres bekannt.

Anders verhält sich der mehrfach beschriebene Penis von *Emys europaea*, sowie der von *Thalassochelys corticata* (Textfig. 2). Hier endigt die  $r$  entsprechende Rinne gleichfalls vor dem Ende des ganzen Penis auf einer Hervorragung, aber der distale Teil ist bedeutend kürzer, so daß er das Ende der Samenrinne nur wenig überragt. Dies ist auch der Fall bei

*Crocodylus* (Taf. I, Fig. 9), wo sich zwischen dem Endteil der Rinne und dem darunter gelegenen Ende des Penis eine tiefe Grube findet, die durch ein „Frenulum“ median geteilt ist. So entstehen die zwei Teile, die RATHKE als Eichelblatt und Eichel-schneppe unterscheidet (44). Ich verweise auf seine Abhandlung, in der sich eine eingehende Beschreibung des Krokodilspenis samt allerdings sehr mangelhafter Abbildung findet. Gute Abbildungen geben CARUS und OTTO (5), sowie GADOW (12).

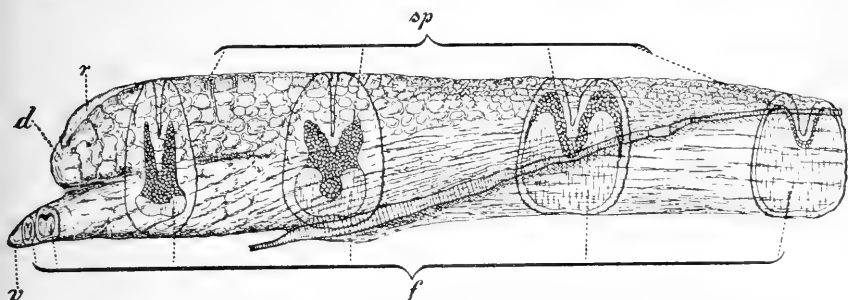


Fig. 2. Schema des Baues des Penis von *Thalassochelys corticata*. *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum.

Querschnitte durch den Penis von Krokodilen und Schildkröten lehren uns bei *Emys*, *Thalassochelys* und *Crocodylus* im wesentlichen den gleichen Bau kennen. Die Grundlage des gesamten Organes bildet ein derber fibröser Körper, der auf seiner Oberfläche der Länge nach gefurcht ist. Ihm aufgelagert ist in unmittelbarer Umgebung der Samenrinne ein erst schwaches, dann stärker werdendes Corpus cavernosum, das in manchen Fällen (*Emys*) distal so stark anschwillt, daß man, ohne irgendwelchen Analogieschluß mit höheren Formen, lediglich dem objektiven Befund nach, von einer Eichelbildung reden könnte.

Auch bei *Crocodylus* findet sich an der Spitze eine Anhäufung von kavernösem Gewebe. Bei *Thalassochelys* endlich schwillt der kavernöse Körper nach der Spitze hin allmählich keulenförmig an, und zwar lediglich in dem dorsalen, rinnenträgenden Teil, während sich in die ventrale Spitze nur der fibröse Körper fortsetzt (s. Textfig. 2). Bei der nicht bestimmten Art ist das Querschnittsbild anders (Textfig. 3). Hier treten drei paarige, längsverlaufende Körper auf: das weiter vorn unpaare Corpus fibrosum, das die Rinne auskleidende Corpus cavernosum und zwei seitliche fibröse Stränge, *s*, die weiter als die basale

Rinne *r* nach vorn reichen, aber im unteren, distalen Penisabschnitt aufhören, wo lediglich der fibröse Körper die zweite Rinne bildet.

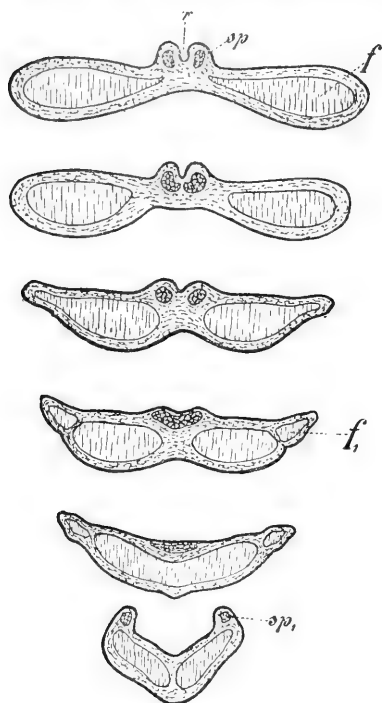


Fig. 3. Querschnittserie durch den Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte (Schema). *r* Samenrinne, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum, *f*<sub>1</sub> zweites fibröses Körperpaar, *sp*<sub>1</sub> spongiöser Körper des ventralen Penisteiles.

Den Schildkröten und Krokodilen ist also gemeinsam ein unpaarer, solider, der ventralen Kloakenwand aufliegender Penis, der auf seiner Dorsalfläche eine Längsrinne trägt. Im Innern besteht er aus einem derben Corpus fibrosum, dem in den Rändern der Rinne kavernöses Gewebe aufgelagert ist. Dies erreicht immer an der dorsalen Spitze des Penis eine bedeutende Dicke. Indessen ist die Form des freien Penisendes bedeutenden Schwankungen unterworfen.

Der Penis der Vögel tritt, wo er in ausgebildetem Zustande vorkommt, wie JOHANNES MÜLLER (36) zuerst gezeigt hat, in zwei verschiedenen Typen auf. Der eine kommt bei Struthio vor, der andere bei den dreizehigen Straußen und den Lamellirostres. Ich selbst hatte Gelegenheit, den

Penis des Straußes an 2 Exemplaren zu untersuchen. Was seine Struktur betrifft, so verweise ich auf JOH. MÜLLERS mustergültige Schilderung, der nichts hinzuzufügen ist, und wiederhole hier nur kurz, daß es sich um einen unpaaren, voluminösen, soliden Körper handelt, der der ventralen Kloakenwand aufliegt, aus 2 dorsalen, fibrösen, asymmetrischen Körpern und einem ventralen, im Innern kavernösen Corpus elasticum besteht und in der Ruhe geknickt ist. Seine Dorsalfläche trägt eine Rinne, die mit kavernösem Gewebe ausgekleidet ist. Abbildungen des Straußenpenis geben JOH. MÜLLER, GEOFFROY ST. HILAIRE (16), CARUS und OTTO (5), WAGNER (55) und BOAS (3).

Von dem Penis von *Struthio* unterscheidet sich der der dreizehigen Strauße und der Zahnschnäbler durch einen langen, gewundenen Blindschlauch, den er im Innern trägt, und der eine Fortsetzung der dorsalen Rinne des Penis besitzt. Bei der Begattung rollt sich dieser Blindschlauch handschuhfingerartig nach außen. Die nach diesem Typus gebauten Kopulationsorgane sind außerdem spiralig gedreht. Ich selbst habe nur den Penis von *Cygnus coscoroba*, *Anser domesticus* und *Dendrocygna fulva* untersucht. Abbildungen des Penis von *Dromaeus* und *Rhea* findet man bei JOH. MÜLLER (36), GEOFFROY ST. HILAIRE (16) und BOAS (3). Der Blindschlauch des Penis der angeführten Vögel ist mit zahlreichen queren Falten und Runzeln versehen.

Von Forschern, die versucht haben, diese verschiedenen Penisformen von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu betrachten und einen Anschluß an den Säugetierpenis zu gewinnen, seien in erster Linie JOH. MÜLLER (36), GEGENBAUR (14) und BOAS (3), sowie GADOW (12) und FLEISCHMANN (11) genannt. Die bisher in den Lehrbüchern vertretene Auffassung basiert ganz auf den Arbeiten der drei erstgenannten Untersucher. JOH. MÜLLER hatte versucht, zwischen den zwei grundverschiedenen Typen, die wir bei Sauriern und Schlangen einerseits, bei Schildkröten, Krokodilen und Vögeln andererseits antreffen, ein vermittelndes Moment herauszufinden. Er glaubte in dem Blindschlauch, der sowohl bei Eidechsen und Schlangen, wie auch bei den dreizehigen Straußen und den Zahnschnäblern vorkommt, ein solches gefunden zu haben. Er hat dabei der Tatsache, daß es sich in dem einen Falle um ein paariges, in dem anderen um ein unpaares Organ handelt, auffallend wenig Beachtung geschenkt. Er vertritt die Meinung, der vollständige Amniotenpenis bestehe aus Teilen, von denen, je nach der Tiergruppe, bald der oder jener, bald alle ausgebildet seien.

„Die Natur hat in der großen Abteilung des Tierreichs, in den Wirbeltieren, die ganze Anzahl der Organteile des erektilen Apparates, den sie benutzt, weder bei den Amphibien noch bei den Säugetieren angewandt. Bei den Schlangen und Eidechsen läßt sie uns nur den einen Teil, bei den Säugetieren und den Menschen nur den anderen Anteil des Apparates erblicken. Der den Säugetieren zukommende Teil erscheint unvollkommener, nämlich ohne kavernöses Gewebe der Corpora cavernosa und mit Spaltung des Corpus cavernosum urethrae, wieder bei dem zweizehigen Strauß, den Schildkröten und Krokodilen. Nur bei den dreizehigen Straußen, den Enten und Gänsen hat die Natur beiderlei Extreme

des Apparates zugleich angewandt, den Säugetiertypus und Schlangentypus in unvollkommenem Zustande vermittelnd; vom Säugetiertypus hat sie das kavernöse Gewebe der Corpora cavernosa penis fallen gelassen und das Gerüste behalten, vom Corpus cavernosum urethrae hat sie die fötale Spaltung erhalten. Vom Typus der Schlangen und Eidechsen hat sie einen unvollkommenen Gebrauch gemacht, indem sie nur eine der beiden Röhren zur Entwicklung brachte.“

Trotz der großen Gesichtspunkte, von denen aus JOH. MÜLLER das Gemeinsame und Trennende im Bau des Amniotenpenis zu finden suchte, liegt die Schwäche seines Gedankenganges, die Vergleichung inkommensurabler Dinge, auf der Hand. So ist es denn kein Wunder, daß seine Auffassung von der Homologie zwischen dem Penisblindsack der Vögel und den Kopulationsschläuchen der Saurier und Schlangen in späterer Zeit keinen Beifall mehr gefunden hat. Sonst aber wurden seine Anschauungen im wesentlichen von GEGENBAUR (14) beibehalten, der gleichfalls den Penis der Schildkröten und Krokodile in eine Reihe stellt mit dem der Vögel und Säugetiere, im Gegensatz zu den paarigen Ruten der Eidechsen und Schlangen. Auch GEGENBAUR vergleicht, wie JOH. MÜLLER, das Corpus fibrosum der Sauropsiden mit unpaarem Penis den Corpora cavernosa penis der Säuger, während er das Schwellgewebe in der Umgebung der Samenrinne dem Corpus spongiosum homologisiert.

Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, Homologie des Penis der Schildkröten, Krokodile, Vögel und Säugetiere, im schroffen Gegensatz zu den paarigen Kopulationsorganen der Saurier und Schlangen, sucht BOAS (3) zu stützen und weiter auszubauen. Dem Umstand, daß der Blindschlauch bei Struthio fehlt, während er im Penis der Zahnschnäbler und der übrigen Ratiten vorhanden ist, legt er nur wenig Gewicht bei und hält das Fehlen des Blindschlauches beim Strauß für sekundär. Er sieht im Corpus elasticum ein Homologon des Schlauches.

Vor allem sucht BOAS den Penis der Monotremen als ein verbindendes Glied zwischen dem Säugetierpenis und dem der übrigen Amnioten aufzufassen, wobei er allerdings, wie seine Vorgänger, als Axiom betrachtet, daß die Samenrinne der Sauropsiden dem Samenrohr der Säuger entspricht. Ich habe oben darauf hingewiesen, daß vielleicht die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden könnte, daß die Rinne, die auf der Dorsalfläche des Penis von Ornithorhynchus verläuft, der Rinne des Sauropsiden-

penis entspräche. Mir sind embryologische Untersuchungen hierüber, die allein Aufklärung schaffen könnten, nicht bekannt.

Die paarigen Kopulationsschläuche der Eidechsen und Schlangen hält BOAS für gänzlich unvergleichbar mit den unpaaren Organen der Schildkröten und Krokodile. Dagegen hält er die Frage für erwägenswert, ob nicht die Afterdrüsen der Schildkröten und Krokodile, musk glands, wie GADOW sie nennt, den Penisschläuchen der Eidechsen und Schlangen homolog seien. Diese Möglichkeit ist neuerdings von GEGENBAUR (15) zugegeben worden.

Die Entwicklung des Säugetierpenis faßt BOAS so auf, daß zunächst an den Monotremenpenis der der Marsupialier ohne erhebliche Schwierigkeit anzuschließen wäre. „Es ist bei den Marsupialien zunächst der hintere Teil der Kloake rückgebildet worden, so daß die Oeffnung der Penisscheide nicht mehr in der Kloakenwand, sondern an der Körperwand unterhalb des Afters liegt. Weiter hat sich die Oeffnung des Urogenitalkanal in die Kloake geschlossen, so daß die in denselben sich ergießenden Flüssigkeiten, Harn und Samen, beide den Weg durch die Samenröhre nehmen müssen; überhaupt hat sich der Urogenitalkanal völlig von der Kloakenwand abgelöst und bildet mit der Samenröhre zusammen einen kontinuierlichen Schlauch.“

Was die phyletische Entwicklung des Penis nach BOAS' Auffassung anlangt, so verweise ich in der Hauptsache auf die Tafel zu seiner zitierten Studie. In Fig. 8—14 finden wir verschiedene Penistypen dargestellt, vom Marsupialierpenis, der noch nicht mit dem Becken verwachsen ist, bis zum Penis pendulus des Menschen. Das allmähliche Vorwärtsrücken der Präputialmündung vom After längs der Bauchwand zum Nabel wird an mehreren Beispielen vortrefflich erläutert.

Schließlich sei noch erwähnt, daß BOAS einige Aenderungen in der Nomenklatur vorschlägt. Für „Corpora cavernosa penis“ gebraucht er „Corpus fibrosum“; für die Pars membranacea + Pars prostatica der Harnröhre „Canalis urogenitalis“, während er die Pars cavernosa urethrae als „Samenröhre“ bezeichnet. Er empfiehlt, für die männliche Harnröhre, von den Marsupialiern an aufwärts, den Ausdruck „Harnsamenröhre“ zu gebrauchen. Für das innere Blatt des Praeputiums schlägt er den Namen „Penisscheide“ vor, da man von einem Praeputium nur reden könne, wenn es sich um eine „röhrenförmige, doppeltblättrige Hülle des Penis“ handle.

Die bisher genannten Forscher haben in einer einheitlichen Reihe, im wesentlichen von den gleichen, durch JOH. MÜLLER begründeten Voraussetzungen ausgehend, ihre Gedankengänge entwickelt. Im Gegensatz zu ihnen haben GADOW (12) und FLEISCHMANN (11) den Gegensatz zwischen dem paarigen Penis der Eidechsen und Schlangen und dem unpaaren der anderen Amnioten zu überbrücken gesucht.

GADOWS Untersuchungen über Kloake und Kopulationsorgane der Amnioten gipfeln in der Ausführung folgender Gedanken:

Für den ursprünglichsten Typus des Kopulationsorganes der Reptilien hält GADOW die ausstülpbare Kloake von Hatteria. Von ihr glaubt er die beiden anderen Typen ableiten zu können. Den Einwand, daß die Penes der Saurier und Schlangen von der hinteren, der unpaare Penis der übrigen Amnioten dagegen von der vorderen Kloakenwand herstamme, und daß deshalb jede Homologie ausgeschlossen sei, sucht GADOW durch folgende Gründe zu entkräften:

1) Bei Hatteria bildet die umstülpbare Kloake ein temporäres Kopulationsorgan.

2) Bei Eidechsenembryonen ist die Kloake eine runde Oeffnung, an deren seitlichen Wänden die Begattungsorgane kegelförmig hervorragen. Sie werden erst später in die postanale Region des Schwanzes einbezogen, während gleichzeitig die Kloake definitiv ihre quere Form annimmt.

3) Die ursprünglich paarige Anlage des unpaaren Penis spricht sich in der paarigen Innervation und Gefäßversorgung aus, sowie in dem Vorhandensein der Crura penis, dem doppelten Penis vieler Beuteltiere und der Anwesenheit paariger Peritonealkanäle im Schildkrötenpenis.

4) Die paarigen Penes der Eidechsen und Schlangen werden von denselben Nerven versorgt wie die unpaaren Organe aller übrigen Sauropsiden.

Daraufhin glaubt GADOW folgende Schlüsse ziehen zu können:

Bei allen Amnioten entsteht das Kopulationsorgan, einerlei ob paarig oder unpaar, aus der Wand der „äußeren Kloakenkammer“, des Proktodäums nach GADOW, an der Stelle seiner prokto-urodäalen Falte. Aus dieser ektodermalen Abstammung erklärt sich die häufige Anwesenheit von Epidermisprodukten (Dornen, Zähnen, Talgdrüsen etc.) an der Oberfläche des Kopulationsorganes. GADOW nimmt ein phylogenetisches Stadium an, auf dem die seitlichen Partien des ausstülpbaren Proktodäums sich verstärkten und zu



Kopulationsorganen wurden, die dann in Taschen des Prokto-däums eingezogen wurden. Bei den Eidechsen und Schlangen wurden die Penes unter die Schwanzwurzel zurückgezogen und bildeten sich zu besonderen Organen aus. Nach dieser Anordnung konnten sie nicht wohl in den hinteren Kloakenwinkeln verschmelzen, weil ihre Basen dann zu weit von der Mündung der Vasa deferentia entfernt gewesen wären, mit denen sie so durch Längsfalten, die eine Fortsetzung ihrer Rinnen bilden, in Verbindung stehen.

Die Entstehung des unpaaren Kopulationsorganes der übrigen Amnioten stellt sich GADOW so vor, daß die Blindschläuche der Eidechsen nach der ventralen Begrenzung der Kloake hin zusammenrücken und dann von der Basis aus verschmelzen. Diese Form des Penis wurde von den Vögeln übernommen, unter denen der Strauß am meisten Ähnlichkeit mit den Schildkröten zeigt. Bei den dreizehigen Straußen und den Zahnschnäblern findet sich eine weitergehende Spezialisierung, indem hier ein Blindschlauch angelegt ist. Dann verschwindet der Penis im Laufe der Vogelentwicklung, wobei sich Zwischenstufen finden, wie *Crax*, *Phoenicopterus*, *Platalea*.

Die Ähnlichkeit des Kopulationsorganes und der verschiedenen Kloakenkammern der Monotremen und der Schildkröten und Krokodile deutet zwingend auf die phylogenetische Verwandtschaft dieser beiden Gruppen hin.

So sucht GADOW eine einheitliche Entwicklungsreihe für die Kopulationsorgane der Amnioten festzustellen. Erwähnt sei hier noch, daß ihm BOAS in diesem Punkt energischen Widerspruch leistet. Er führt als wesentliches Moment an, daß bei den Sauriern und Schlangen die Ursprungsstelle der Kopulationsschläuche ganz außerhalb der Kloake gelegen sei, während es sich bei Schildkröten und Krokodilen um einen Bestandteil der Kloakenwand selbst handle. GADOWS Bemerkung, die paarige Gefäßversorgung und Innervation spreche für eine ursprünglich paarige Anlage des unpaaren Schildkrötenpenis, weist er mit der Bemerkung zurück, es falle wohl niemand ein, z. B. die Zunge für ursprünglich paarig zu halten, obwohl ihre Gefäße, Nerven und Muskeln paarig seien. Ferner sei der Umstand, daß beide von denselben Nerven versorgt würden, nicht wunderbar, da beide in derselben Körperregion gelegen seien. BOAS erklärt dann, er müsse daran festhalten, daß es sich um zwei prinzipiell verschiedene Typen handle.

In gewissem Sinne eine Stütze und einen Ausbau der

GADOWSchen Anschauungen bilden die Arbeiten FLEISCHMANNs (11) und seiner Schüler.

FLEISCHMANN spricht in seiner Einleitung ganz offen aus, es habe ihn von vornherein die bestimmte Ueberzeugung geleitet, daß Kloake und Begattungsorgan sämtlicher Amnioten einheitlichen Stiltypus besitzen müßten, weil Reptilien, Vögel und Säugetiere eine ungeheuer große Zahl von gemeinsamen Organisationsmerkmalen aufwiesen.

FLEISCHMANN benutzt in seinen Untersuchungen über die Kloake GADOWS Terminologie. Statt des wenig zirkumskripten Begriffes „Kloake“ werden die drei einzelnen Teile, Koprodäum, Urodäum und Proktodäum, eingeführt. An der Bildung des Kopulationsorganes beteiligen sich nur die beiden letzteren.

Ferner hält FLEISCHMANN den Ausdruck „Penis“ auf Grund seiner Untersuchungen für obsolet, da er zu Mißverständnissen Veranlassung geben könne. Er setzt dafür das von GEGENBAUR vorgeschlagene Wort „Phallus“, allerdings in einem anderen Sinne, als GEGENBAUR es gebrauchte. Während GEGENBAUR nämlich das Wort für das gesamte unpaare Begattungsorgan der Schildkröten, Krokodile und Vögel anwandte, gebraucht es FLEISCHMANN für einen allen Amnioten gemeinsamen Teil des Begattungsorganes, der von der „oralen Afterlippe“ geliefert wird.

Inwieweit diese Aenderung der bisher gebräuchlichen Nomenklatur einen tatsächlichen Nutzen zu bringen vermag, wird weiter unten zu erörtern sein.

In der ersten Abhandlung von UNTERHÖSSEL über Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen schildert der Verfasser nach einem historischen Ueberblick seine Befunde an *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix*, sowie *Platydictylus*. Er weist zunächst darauf hin, daß die Lage der Penes unter der Haut, kaudal von der Kloake, sekundär auftritt, und daß man für die Beurteilung des ursprünglichen Verhaltens die embryonalen Zustände in erster Linie zu berücksichtigen habe, wo die Kopulationsorgane frei hervorragen. Dies Verhalten trete beim erwachsenen Tier während der Begattung ein <sup>1)</sup>. Daß in der Tat diese Betrachtungsweise

---

1) Ich habe den Eindruck, daß UNTERHÖSSEL die von MORTENSEN (35) festgestellte, inzwischen häufig bestätigte Tatsache übersehen habe, daß die Eidechsen und Schlangen jeweils nur einen Penis während der Begattung verwenden.

die einzig richtige sei, wird jeder zugeben. UNTERHÖSSEL stellt des weiteren fest, daß bei Embryonen die ersten Anlagen der Kopulationsorgane an den seitlichen Partien der oralen Afterlippe entstehen, ein Befund, den ich für Kreuzotterembryonen bestätigen kann. Ferner gibt UNTERHÖSSEL eine genaue Beschreibung des „Phallus“ der Riegeelnatter, die von guten Abbildungen begleitet ist. Unentschieden muß er die Frage lassen, wie die Einziehung der Penisschläuche in die Schwanzwurzel erfolgt. Diese Frage wäre wohl am leichtesten an noch nicht lange geborenen Exemplaren von *Lacerta vivipara* zu lösen, die noch mit heraushängenden Begattungsorganen geboren werden. Ich beabsichtigte, in diesem Sommer diese Untersuchungen anzustellen, sie scheiterten jedoch daran, daß meine Weibchen zu Grunde gingen, ohne die Jungen abgesetzt zu haben.

Das wesentliche Ergebnis der UNTERHÖSSELSchen Arbeit ist die Tatsache, daß die Penisschläuche der Eidechsen und Schlangen Produkte der vorderen Kloakenlippe sind. Die Basis ihrer Rinne kommuniziert auch zeit lebens mit dieser Gegend.

Ich möchte hier bemerken, daß mir die Anwendung des Wortes „Phallus“ für beide Kopulationsorgane (cf. Fig. 3 der UNTERHÖSSELSchen Arbeit, p. 575) nicht glücklich gewählt zu sein scheint, da zwei Organe damit bezeichnet werden, die biologisch nicht gemeinsam in Tätigkeit treten, ganz abgesehen von der morphologischen Duplizität. Das Wort „Penis“, das hier auch nicht übermäßig glücklich angewandt worden ist, könnte vielleicht durch das längere, aber treffendere „Kopulationsschläuche“ ersetzt werden.

Die zweite der Arbeiten aus dem Erlanger zoologischen Institut, die Untersuchungen HELLMUTHS über die gleichen Organe bei den Schildkröten und Krokodilen, beginnt gleichfalls mit einem historischen Ueberblick. Es werden die Arbeiten v. MÖLLERS, GEGENBAURS und GADOWS angeführt, die eine Abspaltung des Sinus urogenitalis vom Darm lehren und hierin eine Anlehnung an die Säugetiere erblicken. Diese Meinung wird von HELLMUTH bekämpft, doch gehört diese Streitfrage zur Lehre von der Kloake und nicht zu der vom Kopulationsorgan.

HELLMUTH gibt eine ausführliche Kritik des Begriffes „Penis“, wie er für die Schildkröten bisher üblich war. Er weist an der Hand embryologischen Materials (*Emys taurica* und *Emys europaea*) nach, daß der Schildkrötenpenis aus zwei ontogenetisch verschiedenen Teilen besteht, einer vom Urodäum herstammenden „Uralrinne“

und einem proktodäalen Teil, dem „Phallus“. Beides wurde von den früheren Untersuchern unter dem gemeinsamen Namen „Penis“ zusammengefaßt, und der „Phallus“ als „Glans penis“ bezeichnet. Diese Nomenklatur hält HELLMUTH für ungehörig, mit welchem Recht, werden wir weiter unten sehen.

Außerst interessant ist die von HELLMUTH konstatierte Tatsache, daß der „Phallus“ von Emys in zwei Höckern angelegt wird. Hierzu bemerkt HELLMUTH: „Ob die paarige Anlage typisch sei, oder ob die paarigen, auf den Querschnitten und auch an unverletzten Embryonen immer in die Augen fallenden Höckerchen nur sekundäre Differenzierungen eines ursprünglich unpaaren, an der Basis der oralen Lippe auftretenden Wulstes seien, kann ich nicht entscheiden. Der Befund bei den Eidechsen und Schlangen, sowie die prinzipielle Aehnlichkeit, welche aus dem ersten Auftreten der Phalluszapfen an der Oberfläche des Afterfeldes überhaupt zwischen den drei Gruppen der Reptilien hervorleuchtet, lockt unsere Gedanken immer wieder, die paarige Anlage zu behaupten, damit die Stilgemeinschaft in der Morphogenie des Phallus recht innig erscheine; denn träfe die Ansicht zu, so würde für die drei Reptilienklassen nicht nur die Entstehung des Phallus aus der oralen Lippe, sondern auch dessen paarige Anlage konstatiert sein. Die Schlangen und Eidechsen verlören ihre Sonderstellung und würden sich in eine größere Stilgruppe einreihen. Nur der Unterschied würde dann noch nebenher gehen, daß bei Eidechsen und Schlangen die paarigen Anlagen weiter von der Medianebene entfernt an den lateralen Ecken der Orallippe knospen, während die Phalluszapfen der Schildkröten dicht zur Medianebene geschoben stehen; auch die Dissonanz der weiteren Schicksale des Phallus in beiden Abteilungen wurde durch die Homologie der ersten Anlage einigermaßen aufgelöst.“

Hierzu möchte ich folgendes bemerken: Der Unterschied, den HELLMUTH als „nebenher gehend“ betrachtet, nämlich die quere Stellung der Kloakenspalte in dem einen, ihre Längsstellung im anderen Falle, scheint mir sehr wesentlich zu sein. Vielleicht liegt hierin überhaupt die primäre Ursache für die Entstehung der beiden Penes aus den lateralen Partien der „oralen Afterlippe“ bei Sauriern und Schlangen, und die des unpaaren, medianen Organes bei Schildkröten und Krokodilen.

Ferner kann ich HELLMUTH nur recht geben, wenn er es für nötig erklärt, daß erst ein umfangreicheres embryologisches Material untersucht werde. RATHKES (43) Beobachtungen, die HELLMUTH

anführt, scheinen allerdings darzutun, daß auch bei *Trionyx*-arten die Anlagen zum distalen Teil des Penis paarig auftreten; indessen sind die Kopulationsorgane verschiedener Schildkrötengattungen im ausgebildeten Zustand sehr verschieden, so daß hier wohl auch große Schwankungen auf dem Wege der embryologischen Entwicklung erwartet werden dürfen. Desto erfreulicher wäre es, wenn HELLMUTHS interessanter Befund auch weiterhin an einem größeren Material bestätigt werden könnte.

Am Schlusse seiner Arbeit gibt HELLMUTH eine Schilderung BAUHOFFS (2) von der Begattung von *Testudo graeca*. Hierin wird angegeben, der Penis erreiche im erigierten Zustande die Größe und Dicke eines Beines der Schildkröte. Dazu bemerkt HELLMUTH: „Der Erektionszustand des Phallus zeigt also ein dickes, voluminöses, über die Afteröffnung hervorragendes Organ, durchaus verschieden von der Form während der geschlechtlichen Ruhe. Ich vermag nicht zu sagen, wie die Veränderung geschieht; vielleicht wird das ganze proktodäale Rohr dabei umgestülpt und bildet den dicken, dunkelgrauen Schlauch, auf dessen Spitze der Phallus vorgeschoben liegt.“

Hierzu kann ich bemerken, daß ich in Berlin im anatomisch-biologischen Institut ein Exemplar von *Thalassochelys corticata* sah, bei dem im Tode der Penis prolabierte war und ca. 25 cm lang aus der Kloake hervorhing. Es handelte sich dabei um den rinnenförmigen Längswulst der ventralen Kloakenwand samt dem „Phallus“ im Sinne FLEISCHMANN'S. Bis zu einem gewissen Grade wird bei diesem Heraustreten die ventrale Kloakenwand mit-  
ausgestülpt werden, ähnlich wie die Penisscheide der Säugetiere mit angeheftetem Penis. Die Dickenzunahme wird durch Schwellung des recht beträchtlichen kavernösen Längswulstes zustande kommen. — Speziell bei *Emys europaea* besitzt das Kopulationsorgan schon im ruhenden Zustande eine bedeutende Länge und Dicke. Das kavernöse Gewebe ist, besonders im distalen Teil, gewaltig entwickelt, so daß ich es sehr wohl für möglich halte, daß der Penis in der Erektion die Dicke eines Beines des Tieres annehmen kann. Auch sind hier die „Glans penis“ und die Längswülste schwarzgrau pigmentiert, im Gegensatz zur übrigen Kloakenschleimhaut.

Ferner kann ich noch berichten, daß ich einmal im Breslauer Zoologischen Garten bei einem Krokodil, *Osteolaemus tetraspis* COPE, Gelegenheit hatte, den erigierten Penis zu sehen. Er trat in Gestalt eines gekrümmten, grauschwarzen Cylinders mit

weißlichen Flecken hervor. In der Gestalt erinnerte er am meisten an den Straußenpenis, wie man ihn bei der Miktion und Defäkation sehen kann, jedoch verlief er symmetrisch in der Mittellinie des Bauches, während der Straußenpenis nach links abgebogen ist.

Ueber das Kopulationsorgan der Krokodile erfahren wir bei HELLMUTH nur, daß das Urodäum durch einen soliden Fortsatz, den „Uralfortsatz“, mit dem „Phallus“ in Verbindung tritt.

Die dritte unter FLEISCHMANN'S Leitung angefertigte Arbeit von POMAYER beschäftigt sich mit der Kloake und dem Phallus der Vögel. Der Verfasser hat hauptsächlich die Entwicklung des Gänse- und Entenpenis studiert, jedoch zur Vergleichung noch Hühnchen und Embryonen von *Corvus corone* und *Struthio camelus* herangezogen. Das für uns wesentlichste Ergebnis seiner Arbeit ist, daß auch bei den Vögeln der „Phallus“ ein Produkt der „oralen Afterlippe“ ist. Zu ihm tritt ein Fortsatz des Urodäums, der die „Uralrinne“ trägt. Von der Uralrinne aus entsteht die Anlage des Penisblindschlauches, der von Anfang an asymmetrisch angelegt ist. Diese Anlage ist anfangs solide und erhält erst später ein Lumen. Der Phallushöcker, der zuerst als ein konischer Fortsatz der oralen Afterlippe angelegt wird, geht später eine linksläufige spiralege Drehung ein, indem er sich gleichzeitig immer schärfer von der Afterlippe absetzt. Um den Phallus erhebt sich nun der basale Ringwulst, der schließlich den Phallus überwächst und so in das Innere des Tierkörpers verlegt.

Diese Phallusform wird bei beiden Geschlechtern in derselben Weise angelegt und besteht beim erwachsenen Weibchen als Clitoris fort.

Beim Hühnchen konnte POMAYER eine Anlage des Phalluszapfens feststellen, die aber in der Entwicklung stehen bleibt. Bei *Corvus corone* wird ein Phallus nach Art des Entenphallus angelegt, mit Längsrinne, aber ohne Blindschlauch. Bekanntlich besitzt der erwachsene Vogel kein Kopulationsorgan, daher ist dieser embryologische Befund von großem Interesse. Ähnliche Verhältnisse zeigten *Monedula turrium* und *Fulica atra*. Der Phallus eines Straußenembryos von 18 cm Schnabelspitzen-Schwanzlänge zeigte eine vom Rande des Urodäums nicht bis zur Spitze gehende Uralrinne, „der Blindschlauch war noch nicht angelegt“. Ich darf hier wohl auf einen sachlichen Irrtum POMAYERS hinweisen, da es ihm im Moment entfallen zu sein scheint, daß beim erwachsenen Strauß der Penis keinen Blindschlauch besitzt,

daß daher von einem „noch nicht angelegten Blindschlauch“ nicht wohl die Rede sein kann.

Es wäre aber von großem Interesse, zu erfahren, ob es bei Struthio zur Anlage eines Blindschlaches während des Embryonallebens kommt. Wäre dies der Fall, so würde Boas' Auffassung, der Mangel des Blindsackes beim Straußenpenis sei sekundär, eine Stütze gewinnen.

Die Untersuchung der Kloake und des Phallus bei Säugetieren hat FLEISCHMANN selbst übernommen. Von der Auffassung der früheren Bearbeiter dieses Gebietes weicht er hauptsächlich in zwei Punkten ab. Es sind dies die Abspaltung des Darmes von den Harn-Geschlechtswegen und die Entwicklung des Geschlechtsgliedes. Der erste Punkt gehört nicht hierher; hervorzuheben ist daraus nur, daß FLEISCHMANN auch hier die Bezeichnung „Kloake“ verwirft und das Vorhandensein eines Urodäums auch für Säugerembryonen nachweist. Dies Urodäum tritt nach der Abspaltung des Darmes, die unter oral-ventraler Umbiegung des Urodäums vor sich geht, durch Aussendung eines Fortsatzes, wie bei Krokodilen und Vögeln, in innigste Beziehung zu einer Wucherung der vorderen Afterlippe, die FLEISCHMANN auch hier als „Phallus“ bezeichnet. Diese beiden Bestandteile setzen im Laufe der Entwicklung das zusammen, was wir als Penis zu bezeichnen gewohnt sind. Diesen Vorgang schildert FLEISCHMANN so, daß ein Fortsatz des Urodäums hohl wird und etwas ventral von der Spitze des Phallus nach außen durchbricht. Auffallend ist, daß FLEISCHMANN mit keinem Wort der Rinne gedenkt, die nach allem bisher Bekannten auf der dorsalen (später ventralen) Fläche des Geschlechtsgliedes verläuft und später den Sinus urogenitalis masculinus liefert. Es wäre ja wohl möglich, daß diese Rinne, FLEISCHMANNs „Uralrohr“, unabhängig auf dem „Phallus“, der distal von der Mündung dieses Rohres liegt, entstünde; dann wäre es aber doch nötig gewesen, auf ihre Bedeutung und etwaige Homologie mit der „Uralrinne“ der übrigen Amnioten einzugehen. Ich habe den Eindruck, daß FLEISCHMANN die Existenz einer solchen Rinne nicht annimmt; darauf deuten z. B. die Worte auf p. 664 hin: „Wenn dann das ventrale Blindende des Uralrohres an dem Ektoderm der Lippe durchbricht, so entsteht damit nicht nur eine stilistisch neue Oeffnung, Orificium urethrae, synonym dem Orificium externum canalıs urogenitalis der menschlichen Anatomie, sondern diese wird auch vom konischen Gipfel der

Afterlippe gleich einem kurzen und etwas kaudal gekrümmten Finger überragt.“

Dieser Fortsatz der oralen Afterlippe differenziert sich nach FLEISCHMANN nun weiter zum Phallus, dem eigentlichen Begattungsorgan. „Der Phallus entfaltet sich selten zu bedeutender Größe, meist bleibt er ein kleiner konischer Zapfen. Die Präputialtasche dagegen wächst bei vielen Säugern, besonders bei den Huftieren, zu bedeutender Größe heran. Die Afterlippe selbst verstreicht in den meisten Fällen so sehr in der Bauchhaut, daß man ihre Gipfelstelle später bloß noch an der Eingangsöffnung des Vorhautsackes . . . erkennt.“ — Hand in Hand mit der Verlängerung der Vorhauttasche und dem Vorwärtsrücken des Phallus längs der Bauchwand geht die Bildung von Schwellgewebe aus dem mesodermalen Nachbargewebe des Urodäums. So kommt FLEISCHMANN zu dem Ergebnis, der bisherige Begriff „Penis“ sei auf das Begattungsorgan der Säugetiere nicht mehr anwendbar, weil er nur topographischen Sinn habe und mehrere, ganz verschiedenem Boden entwachsene Organe umfasse, nämlich:

1) den vom Gipfel der oralen Afterlippe stammenden Phallus nebst Vorhaut;

2) das Uralrohr des Urodäums;

3) das aus dem Mesoderm der Afterlippe gebildete Corpus fibrosum, welche, topographisch benachbart, zu einer gemeinsamen physiologischen Leistung beim Begattungsakte und bei der Harnentleerung verwandt werden. Allenfalls will FLEISCHMANN den Ausdruck „Penis“ noch für Affen und Menschen gelten lassen, „um den sonderbaren Zustand eines Penis pendulus zu bezeichnen“.

Schließlich gibt FLEISCHMANN in einem Schlußartikel eine Uebersicht über die Resultate sämtlicher Einzelarbeiten und über das Gemeinsame und Verschiedene im Aufbau der untersuchten Organe bei den Amnioten. Für den „Phallus“ stellt er fest, daß dieser ein allen Amnioten gemeinsames Produkt der oralen Afterlippe sei, jedoch auf so verschiedene Weise, daß für die Phallusformen der Eidechsen, Schlangen, Schildkröten, Vögel und Säugetiere nur der Ort ihrer Entstehung und der funktionelle Wert für die Begattung als gemeinsam gelten kann.

Wo das physiologische Bedürfnis größere Entfaltung des Kopulationsorganes erfordert, kommen Hilfsbildungen hinzu, wie der Blindschlauch der Vögel, die Vorhauttasche der Säuger, selten wird die Afterlippe selbst erhoben.“

FLEISCHMANN betont nochmals, nur wenigen Säugern komme



ein Penis im landläufigen Sinne zu, das einzige allen Amnioten Gemeinsame sei der „Phallus“, der der Glans penis der Säuger entspreche.

Nach einer kurzen Rekapitulation des Verhaltens bei den einzelnen Klassen verwirft FLEISCHMANN die Ansicht, die Rinne der Sauropsiden sei überall der Harnröhre plus dem Corpus spongiosum der Säugetiere homolog. Nur die Uralrinne der Vögel und die Pars cavernosa urethrae der Säuger seien homolog, die Samenrinne der Schildkröten besitze „einen ganz anderen Stilwert, da sie durch Faltung der ventralen Wand des Urodäums entstehe. Noch weniger homolog sei die Rinne des „Phallus“ bei Eidechsen und Schlangen.

Allgemein wird das Kopulationsorgan während der Geschlechtsruhe in einer Höhle geborgen, nach unserer Auffassung, um eine Abnutzung zu vermeiden und die empfindlichen Teile zur nötigen Erregung fähig zu erhalten, nach FLEISCHMANN aus einem „schamhaften Bestreben der Stilistik der Amnioten“. Die verschiedenen hierzu dienenden Methoden werden erörtert: Die Aufnahme in die Schwanzwurzel bei Eidechsen und Schlangen, Einbeziehung ins Proctodaeum bei Schildkröten durch Wucherung der Afterlippe, durch Wachstum des „basalen Afterwulstes“ bei Vögeln, endlich bei Säugern durch Bildung der Vorhauttasche, deren Ausstülpung bei der Begattung die Anwesenheit von Schwellgewebe nötig macht.

Endlich kommt FLEISCHMANN zu einem höchst überraschenden Schlußsatz: „Zum Schlusse will ich darauf hinweisen, welche klägliche Aussichten meine Studien für phylogenetische Spekulationen eröffnen. Ich konnte wohl einheitliche Gesichtspunkte für die morphologische Beurteilung der Organe in der Aftergegend auffinden, aber gerade die eingehende Analyse der Ähnlichkeiten deckte so viele wesentliche Stilverschiedenheiten auf, daß meines Erachtens die stammesgeschichtliche Ableitung der Einrichtungen bei Säugetieren von niederen Amnioten gar nicht mehr ventiliert werden kann, will man sich dabei nicht auf dürrer Heide verirren“.

Ich glaube, jeder andere, unbefangene Beurteiler würde gerade zum entgegengesetzten Resultat kommen. Es ist FLEISCHMANN, wie er selbst sagt, gelungen, nachzuweisen, daß alle Amnioten ein Urodäum im Sinne GADOWS besitzen, ferner, daß allen ein Organ zukommt, das den Ort der Entstehung und den funktionellen Wert für die Begattung gemein hat. Das ist ein so wesentliches Ergebnis, daß die Modifikationen, die im einzelnen auftreten,

meines Erachtens nicht im stande sind, den Wert dieser Tatsache zu entkräften.

Sollte es sich bestätigen, daß das unpaare Kopulationsorgan der Schildkröten aus einer ursprünglich paarigen Anlage besteht, so wäre vielleicht eine phylogenetisch wichtige Brücke zwischen Cheloniern und Plagiotremen gefunden. Indessen scheint mir bei dieser Frage ein wesentlicher Punkt zu sein, daß der „Phallus“ der Schildkröten, selbst wenn er paarigen Ursprungs wäre, doch eben aus der medianen Partie der oralen Afterlippe entsteht, während die Penisschläuche der Saurier und Schlangen deren seitlichen Partien entstammen. Daher scheint mir die Homologie der paarigen Kopulationsorgane der Plagiotremen mit den unpaaren der Schildkröten nicht unzweifelhaft, jedenfalls müßten noch ausgedehntere embryologische Untersuchungen an Schildkröten angestellt werden, um die GADOW-FLEISCHMANNsche Ansicht genügend zu stützen.

Im übrigen haben FLEISCHMANNs Studien gezeigt, daß doch ein bedeutender Unterschied in der Entstehung der Kopulationsorgane bei den Plagiotremen einerseits, den Cheloniern andererseits, besteht: Im ersten Falle sind die beiden Kopulationsorgane in ihrer Totalität identisch mit dem Phallus, d. h. sie sind ausschließlich Produkte der oralen Afterlippe, während bei den Schildkröten das Begattungsorgan aus einem ektodermalen Teil, dem „Phallus“, und einem urodäalen Teil, der Samenrinne oder „Oralrinne“, besteht. Dazu tritt ein mesodermaler Teil, das Corpus fibrosum. Diese drei Abschnitte finden wir bei allen höheren Amnioten wieder. Daß das Urodäum in einem Falle (Schildkröten) durch Faltenbildung, im anderen (Krokodile, Vögel, Säuger) durch Aussendung eines „Uralfortsatzes“ in Beziehung zum „Phallus“ tritt, scheint mir dabei von minder wesentlicher Bedeutung zu sein.

Bei einigen Angaben FLEISCHMANNs wäre eine größere Deutlichkeit des Ausdrucks erwünscht. So geht aus seinen Ausführungen über das Kopulationsorgan der Säuger nicht klar hervor, was er unter „Glans penis“ versteht. Gemeinhin bezeichnet man heutzutage damit, wie in der menschlichen Anatomie, die terminale Anschwellung des Corpus spongiosum, die sich bei vielen, aber keineswegs allen, Säugern findet. Von Tieren, denen eine wahre Eichel in diesem Sinne fehlt, nenne ich *Halmaturus*, *Bos*, *Felis*, *Balaena*. Eine andere Nomenklatur, deren sich z. B. TULLBERG (54) bedient, versteht unter „Glans“ den freien, inner-

halb des Präputialsackes gelegenen Teil des Penis. Wenn FLEISCHMANN die überwiegend angewandte erste Bezeichnung acceptierte, so würde das Paradoxon gefolgert werden müssen, daß Walfisch und Stier kein eigentliches Begattungsorgan besäßen!

Daraus geht hervor, daß FLEISCHMANN'S Auffassung von einem „Begattungsorgan“ nicht haltbar ist. Auf p. 664 finden wir: „Mangels vergleichend-morphologischer Studien hat man bisher den Phallus der Säugetiere verkannt und ihn mit einem falschen Namen, nämlich Glans penis, belegt. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die Glans der wahre Phallus der Säugetiere . . . ist“. Vorher sagt FLEISCHMANN, der Phallus sei das eigentliche Begattungsorgan im morphologischen Sinne.

Ferner finden wir in der Arbeit von HELLMUTH auf p. 610 die Behauptung: „Als eigentliches Begattungsorgan der Schildkröten ist ausschließlich der sekundär versenkte Phalluswulst zu betrachten. Ihm gesellen sich, gewissermaßen um seine Funktion bei der Begattung zu ermöglichen, Hilfsbildungen in der Wand des Urodäums hinzu, die Uralrinne, die typischen Längsfalten und der fibröse Körper der Schleimhaut des Urodäums.

Hierzu möchte ich bemerken, daß nach meiner Meinung der Begriff des Begattungsorganes nur im biologischen Sinne aufgefaßt werden kann. Das Begattungsorgan umfaßt alle die Teile, die beim Begattungsakt mit den weiblichen Geschlechtsorganen in innige Beziehung treten. Ich sage absichtlich nicht, „die in die weiblichen Teile eindringen“, weil ich selbst diese Fassung noch für zu eng begrenzt halte. Die mannigfachen Apparate bei Arthropoden, die zum Umfassen der weiblichen Geschlechtsöffnung dienen, sind meines Erachtens auch den Begattungsorganen zuzuzählen. — Für den Teil, der in die weibliche Scheide einzudringen bestimmt ist, wendet man nach altem Herkommen das Wort Penis an, gleichmäßig bei Mollusken, Arthropoden oder Vertebraten. Dabei kann man sich immerhin bewußt bleiben, daß der Penis aus verschiedenen Bestandteilen zusammengesetzt ist, man denke nur an die zahlreichen Teile, die am Aufbau des Käferpenis beteiligt sind. Auch andere Organe werden mit einem einheitlichen Namen belegt, obwohl sie aus Teilen ganz verschiedener Herkunft entstehen, z. B. die Hypophysis cerebri und die Nebenniere, nach weitverbreiteter Auffassung auch die Niere.

Ich kann daher nicht einsehen, weshalb das Corpus fibrosum und die Uralrinne „kein eigentliches Begattungsorgan“ sein sollen, da der Begriff des Begattungsorganes doch keineswegs postuliert,

daß dies aus dem Ektoderm, oder gar aus der „oralen Afterlippe“ entstanden sei.

Ich sehe daher in der Anwendung des Wortes „Phallus“ keinen Fortschritt,

1) weil er bei den Plagiotremen den gesamten paarigen Kopulationsapparat, bei den übrigen Amnioten dagegen nur einen Teil eines unpaaren Apparates bezeichnet;

2) weil mir die Beziehungen des „Phallus“ zur Glans penis noch nicht hinreichend klargestellt zu sein scheinen;

3) weil die Tatsache, daß das Wort „Penis“ einen topographischen Begriff bezeichnet, nicht hinderlich scheint für seine längst bewährte Anwendung auf das Begattungsorgan.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß mir der Punkt störend erscheint, daß GEGENBAUR das Wort Phallus für den gesamten Penis der Schildkröten eingeführt hat, daß also die Anwendung in einem so veränderten Sinne, wie FLEISCHMANN sie vorschlägt, eher zur Verwirrung als zur Klärung führen dürfte.

Fassen wir das zusammen, was wir der Literatur über die Stellung des Säugetierpenis zu dem der übrigen Amnioten entnehmen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis:

Die Kopulationsorgane der Saurier und Schlangen entstehen zwar, wie die der übrigen Amnioten, an der ventralen Afterlippe, aber aus deren seitlichen Partien. Sie sind höchstens einem Teil des Begattungsorganes der übrigen Amnioten homolog.

Bei Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren entsteht das Kopulationsorgan durch die Vereinigung eines ektodermalen Teiles (Phallus, FLEISCHMANN) mit Teilen der ventralen Wand des Urodäums im Sinne GADOWS und FLEISCHMANNs, der ventralen Klotenwand der älteren Autoren. Das Urodäum tritt bei Schildkröten durch Faltung seiner Schleimhaut, bei Krokodilen, Vögeln und Säugern durch Aussendung eines Fortsatzes in Beziehung zum ektodermalen Anteil und liefert den Weg zur Beförderung des Samens. Dieser Weg besitzt bei den Sauropsiden Rinnenform, während er bei Säugetieren ein geschlossenes Rohr darstellt. Dazu tritt mesodermales fibröses oder Schwellgewebe.

Nach meiner Meinung wird durch FLEISCHMANNs Untersuchungen an der BOASSchen Auffassung im wesentlichen das geändert, daß die Plagiotremen, was die Entwicklung der Kopulations-schläuche betrifft, den übrigen Amnioten etwas näher gerückt werden. Davon, daß die Anschauungen über die Homologie des unpaaren Sauropsidenpenis mit dem der Säugetiere geändert

werden müßten, haben mich FLEISCHMANN'S Studien nicht überzeugt: im Gegenteil, ihr größter Wert scheint mir darin zu liegen, daß sie eine embryologisch begründete Stütze für unsere bisherigen Auffassungen bilden.

Kurz vor Abschluß meiner Arbeit erschien eine erste Fortsetzung zu FLEISCHMANN'S Studien über Kloake und Phallus der Amnioten, die ich hier noch kurz besprechen will.

Von den drei Abschnitten dieser Arbeit kommt der mittlere, historisch-kritische Betrachtungen von FLEISCHMANN, für uns nicht in Betracht, da er sich im wesentlichen mit der Frage der Abspaltung des Rectums vom Urodaeum beschäftigt. Dagegen finden wir in dem ersten und dritten Abschnitt mehreres, was in unser Gebiet einschlägt.

In der ersten Arbeit von JOH. SCHWARZTRAUBER (VI., Kloake und Phallus des Schafes und Schweines) wird zu der oben (p. 89) erwähnten Frage Stellung genommen, ob das Kopulationsorgan im Embryonalleben eine Rinne trägt, deren Ränder später miteinander verwachsen. Das Vorhandensein einer Rinne wird auf das entschiedenste verneint, außerdem wird die Entstehung des Afters und der Mündung des Urodäums (Orificium externum urethrae) wesentlich anders geschildert, als im Vorjahre.

Die wichtigsten Punkte der SCHWARZTRAUBER'Schen Arbeit seien hier nach seiner Zusammenfassung am Schlusse der Arbeit zitiert.

„Die Urodäalregion zwischen Schwanzwurzel, Nabel und den hinteren Extremitäten erhebt sich bei jungen Embryonen in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, Urallippe, welche die Anlage für After- und Urogenitalöffnung, sowie die äußeren Genitalien, d. h. Penis, Clitoris, Scrotum und Labia maiora bedeutet . . .

Das Urodaeum zerfällt in den hohlen Uralsinus samt WOLFF'Schen Mündungen und Allantois, ferner in die solide, dem Mesoderm der Urallippe median eingekeilte Uralplatte.

Die Uralplatte junger Embryonen (Schaf, Schwein 1,9 cm) erstreckt sich vom Epithelhörnchen am Gipfel der Urallippe längs des kaudalen Lippenabfalles, bleibt aber von dessen Basis . . . um ein kleines Stück entfernt. — Das von der Uralplatte freigehaltene Feld des kaudalen Lippenabfalles ist der Bezirk der späteren Afterdammgegend (Area ano-perinealis) . . .

Die Urallippe, an deren lateraler Fläche kleine Höckerchen, die Anlagen des Scrotum bzw. der Labia maiora entstehen, wird in das Afterdammplateau, den Phalluszapfen und Umbilikalwulst

gegliedert. An dem basalen Rande der Uralplatte, dicht vor dem Damm, wird die Uralpforte, Orificium urodae, geschaffen, in dem die Lichtung des Uralsinus bis gegen das Ektoderm der Lippenfläche vordringt und durchbricht. — Die Uralpforte liegt an der Basis des Phalluszapfens, der größere, vorerst solide Teil der Uralplatte zieht an der kaudalen Fläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen des Lippengipfels.

Bei den männlichen Schafen und Schweinen wird die allezeit kleine Uralpforte samt den Phalluszapfen durch energisches Wachstum des Dammes weit weg vom After umbilikalwärts verschoben. Zugleich erhebt sich auf dem langen Damm ein niedriger Mediangrad, die Raphe. Die Skrotalwülste der Männchen blähen sich mächtig auf und überwuchern die niedrige Raphe.“

Im VIII. Abschnitt bespricht FLEISCHMANN selbst die „Stilistik“ des Urodäums und nimmt verschiedene Modifikationen an seinen im vorigen Jahre ausgesprochenen Anschauungen vor. Damals hatte er gesagt, der Kotafter der Säuger sei dem Urostoma der Reptilien und Vögel homolog, und das Urodäum der Säuger habe seine Verbindung mit dem Afterfeld verloren und dafür eine stilistisch neue Oeffnung am Gipfel der Afterlippe gewonnen. „Jetzt aber ist für Schaf, Schwein und Kaninchen — ich zweifle nicht, daß andere Säuger sich ebenso verhalten — die Tatsache festgestellt, daß das Urodäum nie bis zur Basis der Afterlippe reicht, und daß das Analrohr an das frei gelassene Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles gelangt.

Daraus muß man folgern, nicht der Enddarm gewinnt einen neuen Ausgang an der Haut, sondern das Urodäum der Säugetiere erhält zwei äußere Oeffnungen, nachdem der kleine dorsale Teil (Pars analis urodae) von dem größeren Teile (Sinus + Lamina urodae) abgetrennt worden ist. Dann gehört die allen Amnioten typische Oeffnung des Entodermrohres am kaudalen Lippenabfalle wirklich dem Urodäum, und die stilistisch neue, sekundäre Oeffnung (der Kotafter), welche dorsal über der typischen liegt, führt durch den kleinen urodäalen Vorraum der Pars analis in das Rectum. Das Koprostoma entspricht der Grenze zwischen Pars analis und Pars ampullaris recti, wo das mehrschichtige Plattenepithel in das einschichtige Darmepithel übergeht.“

FLEISCHMANN sieht darin einen wichtigen gemeinsamen Zug aller Amnioten, daß „das Afterfeld stets die Anlagerungsstätte des Urodäums bildet, und daß der Enddarm niemals direkt an der Haut des Afterfeldes münden darf“.

Das Koprostoma wird dem Ektoderm des Afterfeldes bei Vögeln und Säugern auf verschiedenem Wege so nahe geführt: bei den Vögeln durch Vorbuchtung der oralen Wand des Urodaeums, bei Säugern durch die Anlage der Pars analis urodae in nächster Nähe des Afterfeldes.

FLEISCHMANN stellt ferner das Vorkommen eines Koprodäum bei den Säugern fest, womit also ein weiterer gemeinsamer Charakter aller Amnioten festgestellt wäre.

„Gleichzeitig mit der Dammbildung erfährt die Afterlippe eine spezifisch neue Modellierung ohne Homologie bei Sauropsiden. Aus dem ursprünglichen, einfach konischen Höcker wird eine basale Zone, das Afterdammplateau und der Umbilikalwulst, an den lateralen Flächen die beiden Skrotalhöcker differenziert, nur die Gipfelzone bleibt als kurzer Phalluszapfen bestehen.“

Ich möchte hierzu bemerken, daß es wichtig sein dürfte, zu erfahren, wie sich in diesem Punkte die Säugetiere ohne Scrotum verhalten: Die Differenzierung der Skrotalhöcker wird vermutlich erst innerhalb der Säugetierreihe da auftreten, wo im erwachsenen Zustand ein dauerndes Scrotum vorhanden ist. Von besonderem Interesse wäre das Verhalten von Embryonen von Tieren, die ein periodisches Scrotum entwickeln (Igel etc.).

FLEISCHMANN hebt noch hervor, daß das Orificium urodae keine stilistisch neue Oeffnung des Uralrohres sei, daß ferner die Homologisierung des Uralrohres und seiner Oeffnung mit der Uralrinne der Vögel und deren Ende falsch sei. Das Uralrohr komme nur den männlichen Säugetieren zu und entstehe „durch Verschiebung des Phallushöckers und intensives Wachstum der Dammregion“. Hierin sieht FLEISCHMANN einen den Sauropsiden, morphogenetisch fremden Charakter, weil bei diesen der Phallus an seinem Entstehungsort verbleibe, bei den Säugern aber weit davon entfernt werde.

Bei den Weibchen zwar bleibt die Uralpforte samt dem Clitoriszapfen vor dem schmalen Damme nahe dem Kotafter stehen, jedoch bei den männlichen Embryonen werden beide mehr oder weniger weit nabelwärts verschoben, und der im gleichen Sinne wachsende Damm wandelt den Uralkelch zum engen Uralrohre (Pars cavernosa urethrae) um.

Zuletzt weist FLEISCHMANN auf KEIBELS Untersuchungen über die Entwicklung von Echidna hin, die gleichfalls den Typus der Säugetierentwicklung zeigt und daher nicht mehr als Uebergangsform zu den Sauropsiden gelten könne.

Ich habe diese FLEISCHMANNSche Arbeit so eingehend zitiert, wegen der Modifikationen der in der vorigen Arbeit ausgesprochenen Auffassungen, die sie enthält. Ich kann im übrigen nur das aufrecht erhalten, was ich oben (p. 95) über den ersten Teil der FLEISCHMANNSchen Untersuchungen bemerkt habe, daß ihr großes Verdienst darin besteht, eine immer größere Formgemeinschaft aller Amnioten mit Variationen in den einzelnen Klassen gezeigt zu haben. Um so unverständlicher ist es, daß FLEISCHMANN noch immer nicht zu dem Schlusse kommt, daß die Homologien zwischen den verschiedenen Formen der Amnioten auf genetischer Verwandtschaft beruhen.

Ich darf vielleicht noch darauf hinweisen, daß die oben (p. 92) hervorgehobene Unklarheit in der Anwendung des Wortes „Eichel“ auch hier fortbesteht. Auf p. 50 sagt SCHWARZTRAUBER: „Sehr spät wird aus dem Phallushöcker die Eichel, bezw. Clitoris herausmodelliert.“ Da das Schwein sicher und das Schaf nach der Meinung vieler Anatomen keine „Glans penis“ besitzt, so kann wohl hier nur die Pars libera penis gemeint sein, zumal „Eichel und Clitoris“ keine gleichgeordneten Begriffe sind, der Eichel kann nur die Glans clitoris und der Clitoris nur der Penis entsprechen.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß mir der von FLEISCHMANN geschilderte Mechanismus der Entstehung des Uralrohrs zwar bei Säugetieren plausibel erscheint, deren Praeputium in der Nabelgegend mündet; bei anderen Säugern, bei denen das Praeputium dicht vor dem After mündet und der Penis trotzdem sehr lang und deshalb gekrümmt ist (z. B. den meisten Nagern), könnte ich diese Art der Damm- und Harnröhrenbildung nicht verstehen.

## B. Biologischer Teil.

Die Begattung der Säugetiere unterscheidet sich von der aller anderen Tiere durch den eigentümlichen Mechanismus der Erektion und durch die Art, wie die Ejakulation ausgelöst wird. Die meisten Säuger führen zu diesem Zweck ganz bestimmte Bewegungen aus. In den Lehr- und Handbüchern der Physiologie finden wir meist die der menschlichen Physiologie entnommenen Angaben verallgemeinert, die Begattung verlaufe so, daß der in die Vagina eingeführte Penis an deren Wänden hin- und herbewegt werde, bis



durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo- und ischiocavernosus die Ejaculatio seminis erfolge.

Dies Schema entspricht zwar der Wirklichkeit für eine ganze Reihe von Säugetieren; doch treten bei den verschiedenen Ordnungen und Familien, ja unter Umständen sogar bei Arten derselben Gattung zahlreiche Verschiedenheiten auf, die wert sein dürften, im Zusammenhange besprochen zu werden.

### Literatur.

Außer in den Lehr- und Handbüchern der menschlichen Physiologie (vergl. besonders HENSEN [20]) findet man in der Literatur genauere Angaben über den Verlauf der Begattung nur für die Haustiere. Hier sind die Werke von HAUSMANN (19), GÜNTHER (18) und SCHMALTZ (50) zu nennen. Vor allem in dem letztgenannten Buch finden wir unser Thema für die Haustiere eingehend erörtert, und ich werde im folgenden noch oft Gelegenheit haben, auf dies vortreffliche Werk hinzuweisen. Ueber die Begattung freilebender Tiere finden wir nur kurze, unvollkommene und verstreute Angaben, die ich gegebenen Falls bei der Besprechung der Einzelheiten anführen werde.

### Eigene Beobachtungen.

Meine Beobachtungen mußten sich, da sie innerhalb Deutschlands angestellt wurden, auf gefangene Nagetiere in meinem Besitz, Haustiere und Tiere in zoologischen Gärten beschränken. Ich führe im folgenden die Tierspecies auf, deren Begattung ich beobachtet habe. Auf Schilderungen in der Literatur werde ich nur da Rücksicht nehmen, wo mir eigene Beobachtungen fehlen.

#### Marsupialia.

*Halmaturus stigmaticus*,      *Halmaturus benetti*.

#### Bradytheria.

*Dasypus villosus*.

#### Bodentia.

*Lepus caniculus*,  
*Mus musculus*,

*Mus decumanus*,  
*Cavia cobaya*,

## Perissodactyla.

Equus caballus,	Tapirus indicus,
„ asinus,	„ americanus.

## Artiodactyla.

Sus scrofa domestica,	Hemitragus jemlaica,
Bos taurus,	Camelopardalis giraffa,
„ indicus,	Cervus elaphus,
Bonassus americanus,	„ aristotelis,
„ bison,	„ moluccensis,
Poëphagus grunniens,	„ porcinus,
Ovis aries, versch. Rassen,	„ tragelaphus,
„ tragelaphus,	Tarandus rangifer.
Hircus capra, versch. Rassen,	

## Carnivora.

Ursus arctos,	Felis pardalis,
Canis familiaris,	„ onza,
„ lupus,	„ catus,
Felis leo,	„ concolor,
„ tigris,	Genetta tigrina.

## Primates.

Cercopithecus, versch. Arten,	Cynocephalus sphinx,
Cynocephalus hamadryas,	Macacus indicus.

Wir werden den Begattungsvorgang der Säugetiere im folgenden in seinen einzelnen Phasen zu verfolgen und dabei folgende Punkte zu besprechen haben:

- 1) Die Erectio penis,
- 2) die Inmissio penis,
- 3) die Stellung bei der Kohabitation,
- 4) die Bewegungen während des Coitus,
- 5) die Eiaculatio seminis,
- 6) die Lösung nach der Begattung.

Sodann werden noch einige weniger wichtige Punkte zu erörtern sein.

Was den ersten Punkt, die Erektion des Penis belangt, so ist der Grad der Festigkeit der Rute, der zur Einleitung der Begattung erforderlich ist, sehr verschieden. Bei vielen Tieren nimmt das Corpus fibrosum, wie aus der menschlichen Physiologie bekannt, einen außerordentlichen Grad von Härte und Stärke an,

und die Erektion erfolgt bereits ad maximum vor der Inmissio penis. Diesen Fall sehen wir z. B. bei Equus und Tapirus eintreten. Wenn der Hengst zu der rossigen Stute herangetreten ist, so prolabierte der Penis unter dem Einfluß der Geruchsempfindung zunächst aus dem Praeputium. Ist dies geschehen, so beginnt erst die eigentliche Erektion, die den Penis zu einem starren Rohre gestaltet.

Aehnlich verhalten sich auch die Affen, sowie Dasypus.

Eine ganz andere Erscheinung finden wir dagegen beim Stier. Bei ihm tritt der Penis oft nur ein ganz kurzes Stück aus dem Präputium hervor, wenn die Begattung beginnt. Ähnliches kann man beim Hunde beobachten, der gleichfalls bereits mit dem Coitus beginnt, wenn der Penis eben erst anfängt sich zu erigieren. Dieses Verhalten treffen wir auch beim braunen Bären, sowie bei einigen Nagetieren.

Es ist also durchaus nicht eine vollständige Erektion des Penis Bedingung für die Inmissio in vaginam.

Bisher haben wir nur von dem Verhalten des Penisschaftes, also des Corpus fibrosum, gesprochen. Das Corpus spongiosum nimmt an der Vergrößerung des Schaftes keinen bedeutenden Anteil. Dagegen weist die Glans penis, wo sie überhaupt ausgebildet ist, besondere Verhältnisse auf. Sehr verbreitet finden wir die Erscheinung, daß die Glans erst während des Begattungsaktes ihre volle Größe erreicht. Bekannt ist dies z. B. beim Pferd, wo die Glans nach vollzogener Kohabitation den vierfachen Umfang aufweist, wie vor der Inmissio penis. Ebenso bekannt ist ferner, daß die Glans penis des Hundes erst innerhalb der Vagina ihre volle Größe erreicht, die hier so bedeutend wird, daß die Entfernung des Penis aus der Vagina für längere Zeit unmöglich gemacht wird.

Die Spitze des Penis überschreitet naturgemäß vor der Begattung den Umfang nicht, der ein leichtes Eindringen in die weiblichen Teile ermöglicht. Am leichtesten geht dies natürlich da, wo das Vorderende des Penis spitz ist. Das ist bei den Tieren ohne eigentliche Glans der Fall, wie z. B. bei Walen, Katzen, dem Stier. Bei den Katzen hat der gesamte Penis die Form eines kurzen, spitzen Kegels. Da, wo eine wahre Eichel existiert, breitet sie sich wohl immer innerhalb der Vagina beträchtlich aus und ermöglicht so eine innige Berührung der Vaginalschleimhaut mit dem Penis. Sie trägt daher auch die Organe, die speziell zur Reizung der weiblichen Teile dienen, wie

z. B. die auffallenden Reizstacheln bei den Kaviaden und *Dipus*, die mannigfaltigen Vorsprünge bei *Tapirus* und *Rhinoceros* etc.

Speziell der Glans gehört auch der Penisknochen an, der im wesentlichen wohl als Stützorgan aufzufassen ist und natürlich auch das Eindringen des Penis in die Vagina erleichtert.

Ich möchte hier einer Auffassung gedenken, die sich GILBERT (17) über die Beziehung zwischen der Form des Penisknochens und der Glans bei einigen Nagern gebildet hat. Er erörtert den verschiedenen Bau des Penisknochens bei *Mus* und *Arvicola*, der, wie wir uns erinnern, bei *Mus* einen einfachen spitzen Fortsatz, bei *Arvicola* dagegen drei Knorpelstäbe trägt. Die Glans hat nach GILBERT mehreren Anforderungen zu genügen: Sie muß so beschaffen sein, daß sie leicht die Vulva passieren kann. Sie muß biegsam sein, weil der weibliche Genitaltraktus nicht gerade verläuft, und weil sie sich der Vaginalschleimhaut anlegen muß. Ferner hat sie intra coitum die Vagina zu erweitern und möglichst dicht abzuschließen. Dem erstgenannten Zweck, dem leichten Eindringen in die Vagina, ist die Glans von *Mus* angepaßt, während die von *Arvicola* bestimmt ist, durch Spreizung ihrer Knorpelstäbe einen möglichst dichten Verschuß der Vagina herzustellen.

Diese Auffassung scheint mir denn doch etwas gekünstelt. In beiden Fällen muß die Glans natürlich beiden Aufgaben gewachsen sein, und eine derartige Verteilung der Funktionen scheint mir nicht plausibel.

Einen interessanten Beitrag zur Physiologie des Rutenknochens liefert GILBERT an der Hand seiner Untersuchung über den Penis der Sciuriden. Er fand, daß die dünne Hautdecke, die den Penisknochen von *Spermophilus* überzieht, während der Brunst reißt, so daß dann das Os penis als Reizorgan frei über die Eicheloberfläche hervorragt.

Sonst dürfte der Penisknochen im wesentlichen wohl nur dieselbe Funktion auszuüben haben, wie das distale Ende des Corpus fibrosum bei den Tieren, die eines Knochens entbehren. Da, wo die Glans sehr lang ist, vertritt er, morphologisch und biologisch, geradezu das Corpus fibrosum, da die durch den Knochen gestützte Glans ausschließlich in die Vagina eingeführt wird, während der kurze, immer noch biegsame Schaft nur die Verbindung mit dem Körper des Tieres herstellt (*Canis*, *Ursus*).

Der rudimentäre Penisknochen der Feliden kann biologisch kaum mehr eine Funktion besitzen, da er wegen seiner Kleinheit keine Stütze des Kopulationsorgans darstellen kann.

Wir haben also gesehen, daß zwar in vielen Fällen vor der Inmissio penis eine vollständige Erektion eintreten kann, daß dies aber nicht unumgänglich nötig ist. Die Glans gewinnt da, wo sie bedeutend entwickelt ist, erst während der Begattung ihre volle Größe. Sie trägt die Reizorgane und den Penisknochen, der im wesentlichen ein Stützorgan ist.

Die Inmissio penis selbst verläuft oft unter ziemlich beträchtlichen Schwierigkeiten, die beide Partner nach Möglichkeit zu überwinden suchen. Immer sucht das Männchen durch stoßende Bewegungen den Eingang in die Vulva zu gewinnen. Bei einem relativ kurzen Penis geht das verhältnismäßig leicht, wo aber so lange, schwere Ruten vorkommen, wie z. B. bei den Perissodaktylen, bieten sich erhebliche Schwierigkeiten. Bekannt ist, daß die Gestütsknechte aus diesem Grunde dem Hengst manuelle Hilfe leisten. Schwieriger noch, als beim Pferde, ist die Inmissio penis beim Tapir. Hier besteigt das Männchen den Rücken des Weibchens ohne die volle Erektion abzuwarten, aber mit bereits prolabiertem Penis. In dieser Stellung tritt die Erektion ein, und der Penis wird heftig gegen die Genitalien des Weibchens geschlagen. Dabei beginnen die accessorischen Drüsen reichliche Mengen von Sekret zu liefern, und wenn dann das Männchen stoßende Bewegungen ausführt, dringt schließlich nach langen Mühen die Glans und der gesamte Penis mit einem Ruck bis an die Wurzel in die Vagina ein. Bei den Tapiren dürften wohl die größten mechanischen Schwierigkeiten bestehen, die überhaupt bei der Begattung von Säugetieren vorkommen; selbst bei Gürteltieren sind sie nicht so groß. — Natürlich spielt auch die relative Größe der beiden Partner eine Rolle, besonders bei Haustieren, wo ja bedeutende Rassenunterschiede vorkommen. Bei normalen Tieren von geeigneter Größe, auf dem erforderlichen Stadium der Brunst, werden alle Schwierigkeiten verhältnismäßig leicht überwunden; am größten sind sie noch bei Weibchen, die zum ersten Mal der Begattung unterzogen werden.

Die Stellung, die die Tiere einnehmen, um die Inmissio penis zu ermöglichen, ist mit wenigen Ausnahmen überall die gleiche. Das männliche Tier umfaßt mit seinen Vorderextremitäten das Hinterteil des Weibchens, hinter dem es auf den Hinterfüßen steht. So begatten sich die Beutler, fast alle Huftiere, die Nager, die meisten Raubtiere und die Affen. Bei den Gürteltieren kann naturgemäß das Männchen seine Vorderfüße nur auf den Rückenpanzer des Weibchens auflegen. — Bei den Katzen,

und, wie ich bei *Genetta* und *Viverra* beobachtete, auch bei Schleichkatzen, muß wegen der Kürze des weit dorsal gelegenen Penis die Stellung eine etwas andere sein: Das Weibchen legt sich auf den Bauch, und das Männchen tritt darüber hinweg, so daß es auf dem Boden hockt und das Weibchen zwischen seinen vier Füßen hat. Dann wird der Penis schräg von oben und hinten in die Vulva eingeführt, die das Weibchen durch Einbiegen des Kreuzes möglichst nach oben kehrt.

Eine Eigentümlichkeit der Tylopoden ist es, daß sie die Begattung gleichfalls in einer ungewöhnlichen Stellung ausführen. Das Weibchen liegt in seiner gewöhnlichen Ruhestellung auf dem Bauch, die Füße untergeschlagen. Das Männchen tritt über die hintere Hälfte des Weibchens und läßt sich hinten herab, bis es mit seinem Penis in die Genitalgegend des Weibchens gelangt. Die Vorderbeine umfassen bei den Kamelen den oder die Höcker des Weibchens. Auch die Lamas vollziehen den Coitus in dieser eigenartigen Stellung, die die Begattung zu einer äußerst umständlichen Prozedur gestaltet. — Daß dieser eigentümliche Modus mit dem Bau der Kopulationsorgane im Zusammenhang stehen wird, ist ohne weiteres zu vermuten. Ich vermag aber keine Erklärung dafür zu geben, daß der Coitus nicht in der sonst üblichen Weise vollzogen wird, da dies meines Erachtens mechanisch wohl möglich wäre. Wir müssen uns denn damit begnügen, zu den vielen anderen Eigentümlichkeiten der Tylopoden auch diese hinzuzufügen.

In „Tiere der Heimat“ von KARL und ADOLF MÜLLER (37) finde ich für den Biber und den Igel die Angabe, sie begatteten sich Bauch gegen Bauch. Das Igelweibchen soll sich dabei auf den Rücken legen. Für den Biber werden zwei verschiedene Schilderungen angeführt. Nach der einen soll auch hier das Weibchen auf dem Rücken liegen, nach der anderen sich beide Geschlechter senkrecht gegeneinander aufrichten. Für beide Tierarten fehlen mir eigene Erfahrungen.

Daß die Wale und Sirenen den Coitus wegen der Lage der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen nur Bauch gegen Bauch vollziehen können, ist ohne weiteres einleuchtend. Ueber die Art der Ausführung schwanken die Angaben. Während WILLUGHBY (59) angibt, die Wale ständen bei der Begattung senkrecht einander gegenüber, behauptet DUDLEY (8), das Weibchen werfe sich auf den Rücken, das Männchen rutsche auf sie und klatsche mit den Finnen. Die Weißwale sollen nach mündlichen Angaben

dabei auf der Seite liegen, doch fehlen sichere Beobachtungen über die Begattung der Wale noch vollständig.

Ich möchte hier bemerken, daß die Mündungsstelle des Praeputiums natürlich immer so gelegen ist, wie es für die Stellung bei der Begattung geeignet ist. Dabei ist zu bemerken, daß bei Wiederkäuern diejenigen, deren Vorderkörper hoch steht (*Camelopardalis*, *Bos*, *Oreas*) eine weit nach vorn gelegene Präputialmündung besitzen, während sie bei hinten hochgestellten Formen, wie *Tragelaphus*, *Moschus*, *Cervulus*, weit nach hinten liegt.

Wenn der Penis in die Vagina eingeführt worden ist, so sind bei vielen, aber auch durchaus nicht bei allen, Säugetieren bestimmte Friktionsbewegungen nötig, die erst die Eiaculatio seminis hervorrufen. Dies ist z. B. bei *Equus*, *Tapirus*, *Dasyus*, *Mus musculus* und den Affen der Fall. Auch bei *Canis* finden heftige Bewegungen statt, doch verlaufen sie wegen der anderen Form des Penis etwas anders. Immer werden diese Bewegungen rhythmisch ausgeführt. Bei anderen Tieren, z. B. *Sus*, *Cavia*, *Lepus*, *Mus decumanus*, *Felis* und den Wiederkäuern finden solche Bewegungen nicht statt.

Die Eiaculatio seminis tritt bei den verschiedenen Tierformen nach sehr verschiedener Zeitdauer und unter so verschiedenen Erscheinungen ein, daß wir hier mehrere Fälle im einzelnen besprechen müssen.

Bei den Känguruhs scheint nach den Kontraktionen, die während des Begattungsaktes am Hinterkörper des Männchens wahrnehmbar sind, eine mehrmalige Ejakulation zu erfolgen, ohne daß das Männchen seine Stellung ändert. Ich kenne nur noch einen derartigen Fall, den ich hier gleich anführen will, nämlich beim braunen Bären. Bei beiden kann sich der Begattungsakt mit den mehrfachen Ejakulationen bis zu einer Dauer von  $\frac{3}{4}$  Stunden erstrecken. Bei beiden gibt sich der Zeitpunkt der Ejakulation durch äußerst heftige Konvulsionen des gesamten Hinterkörpers zu erkennen. Der Bär tritt dabei von einem Bein auf das andere.

Bei allen anderen von mir beobachteten Säugetieren hat die Begattung mit einer einmaligen Ejakulation ein Ende. Gewöhnlich ist der äußerliche Vorgang derart, daß das Männchen mit den Friktionsbewegungen aufhört und ohne weitere Aktion die Ejakulation abwartet. Häufig kann man die rhythmischen Kontraktionen der Dammuskulatur sehen, die oft entsprechende,

rhythmische Bewegungen des Schwanzes veranlassen, so bei *Equus*, *Tapirus*, *Mus*, *Felis*. Das Männchen von *Dasyus* kratzt während der Ejakulation, die in der geschilderten Weise hervorgerufen wird und verläuft, heftig auf dem Rückenpanzer des Weibchens herum. Beim Hunde werden die intensiven Friktionsbewegungen bis zum Ende der Ejakulation fortgesetzt. Einige männliche Katzen, z. B. *Felis leo*, brüllen während der Ejakulation.

Ohne alle aktiven Bewegungen erfolgt die bis zu 10 Minuten dauernde Begattung des Schweines, da hier die heftigen, stoßenden Bewegungen, die zur Einführung des Penis dienen, gleich nach der Inmissio sistiert werden. Die rhythmischen Kontraktionen des Dammes lassen sich lange Zeit hindurch beobachten. Die lange Dauer der Begattung wird wohl durch die außerordentliche Menge des zähen Sekretes der großen accessorischen Drüsen veranlaßt, das in die weiblichen Geschlechtsteile hinübergeleitet werden muß.

Eine der eigentümlichsten Formen der Begattung treffen wir bei den Wiederkäuern an (mit Ausnahme der Tylopoden). Hier dauert der ganze Akt nur einen Moment; sowie der Penis in die Vagina eindringt, wird mit einem einzigen Ruck die Ejakulation herbeigeführt. Man kann hierbei Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Familien feststellen: Bei Schafen und Ziegen ist der Stoß, mit dem das Männchen die Begattung vollzieht, nicht sehr heftig, stärker bei Rindern und Antilopen, und bei Hirschen so heftig, daß die Wirkung geradezu explosiv genannt werden kann. Das weibliche Tier wird unter dem Männchen nach vorn gestoßen, während dieses plötzlich steil in die Höhe springt.

Dieser Begattungsmodus setzt eine andere Innervation voraus, als bei den bisher besprochenen Säugern. Besonders auffallend ist der Umstand, daß gerade bei Tieren mit sehr dünnem Penis und relativ weiter Vagina die Ejakulation so schnell ausgelöst wird, während die Friktion an der Vaginalwand doch sehr gering sein muß [s. SCHMALTZ (50)].

Einige eigentümliche Befunde treffen wir bei gewissen Nagern an.

Beim Meerschweinchen erfolgt die einmalige Begattung unter einem leichten Zittern des Männchens, ohne sonstige Bewegung, dabei läßt das Tier einen leisen trillernden Ton hören, denselben, den es ausstößt, wenn es das Weibchen treibt. Ganz anders verläuft der Akt beim Kaninchen. In dem Moment, in dem das Männchen mit dem Penis in die Vagina eindringt, fällt



es mit einem plötzlichen Ruck seitwärts vom Weibchen herab, hinter dem es, mit dem Penis in der Vagina, liegen bleibt. Hierbei habe ich zweierlei Verhalten beobachtet: Während diese Zeit des Daliegens meist nur ein paar Sekunden dauert, kommen von Zeit zu Zeit länger dauernde Begattungsakte vor, bei denen der ganze Hinterkörper des Männchens, Schwanz und Beine, die heftigsten, konvulsivischen Bewegungen ausführen. Beim Umfallen stößt das Männchen einen kurzen Laut, ähnlich dem Niesen, aus; die Begattung erfolgt oft, in Pausen von ca. 5 Minuten.

Etwas Aehnliches habe ich bei der Wanderratte beobachtet. Das Männchen springt hier sehr häufig, über 50mal, auf das Weibchen, stößt dabei jedesmal den Penis mit plötzlichem Ruck in die Vagina, und fällt, nachdem der Penis wieder aus ihr entfernt ist, oft hintenüber. Schließlich erfolgt aber ein wesentlich anderer Akt: Nach Einführung des Penis treten, wie bei anderen Tieren, rhythmische Kontraktionen des Dammes auf, und das Tier sinkt langsam auf die Seite. Alsdann ist die Begattung beendet, da bei der Ratte, wie bei Maus und Meerschweinchen die Vagina durch einen „Bouchon vaginal“ verschlossen wird, den man bei der Ratte jedesmal nach dem länger dauernden Coitus nachweisen kann. Daraus schließe ich, daß die kurzen, häufigen Akte nur Präliminarien sind, die das nötige Reizstadium hervorrufen, und daß als eigentliche Begattung nur der Schlußakt aufgefaßt werden muß. Dieser kann beim Kaninchen mehrfach wiederholt werden, da hier kein Scheidenpfropf ausgeschieden wird.

Auffallend ist die Erscheinung, daß *Mus musculus*, also eine nahe Verwandte von *Mus decumanus*, die Begattung in abweichender Weise vollzieht. Hier werden die Friktionsbewegungen in bekannter Weise rhythmisch ausgeführt; während der Ejakulation fällt dann das Männchen auf die Seite und liegt mehrere Sekunden mit geschlossenen Augen wie erstarrt, während nur die Dammuskeln sich rhythmisch kontrahieren. Es ist das der einzige mir bekannte Fall, daß sich zwei Arten derselben Gattung so verschieden verhalten. Außerdem möchte ich hier darauf hinweisen, daß ich nur bei Nagern die eigentümlichen Kollapserscheinungen angetroffen habe, die bei den drei letztgenannten Arten die Ejakulation begleiten.

Bisher haben wir die Vorgänge während der Begattung betrachtet, soweit sie sich von außen beobachten lassen. Dabei hat sich ergeben, daß bei den verschiedenen Tierarten sehr erhebliche Verschiedenheiten vorkommen. In keinem einzigen Punkt finden

wir bei allen Säugern Uebereinstimmung. Größere Gruppen finden wir wohl, bei denen der Coitus gleich verläuft, z. B. die Wiederkäuer, mit Ausnahme der Tylopoden, und die Perissodaktylen. In anderen Ordnungen, z. B. den Karnivoren, finden sich zwar beträchtliche Unterschiede, aber die einzelnen Familien zeigen doch gemeinsamen Begattungstypus. Am eigentümlichsten liegen die Verhältnisse bei den Nagern, wo ganz verschiedene Begattungsmodi vorkommen, die in der Gattung *Mus* selbst bei zwei Arten verschieden sind. Die Verschiedenheiten beziehen sich auf die Erektion, Ejakulation und das äußere, aktive Verhalten des männlichen Tieres beim Coitus.

Die Zeitdauer der Begattung schwankt gleichfalls und ist abhängig von der Dauer des Reizes, der zum Hervorrufen der Ejakulation nötig ist, und von der Dauer der Ejakulation selbst.

Was die inneren Vorgänge bei der Begattung angeht, die sich nicht mit dem Auge verfolgen lassen, so wissen wir, daß infolge einer Reibung der Haut des Penis an der Vaginalwand eine Ejakulation des Spermas bei maximaler Erektion eintritt. Schwankend sind die Ansichten verschiedener Autoren über den Ort, an den das Sperma zunächst gelangt. Vielfach wird angenommen, daß es direkt in den Muttermund hineingeschleudert werde. Ich verweise in diesem Punkt vor allem auf das erwähnte Buch von SCHMALTZ, der für verschiedene Haustierarten die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer Eiaculatio in uterum erörtert. Das Resultat ist, daß bei Pferd und Hund ein Eindringen des Penis in den Muttermund wegen der Größe der Glans mechanisch unmöglich ist, bei den Wiederkäuern möglich, aber unwahrscheinlich, und daß beim Schwein die Länge des Penis und die Kürze der Vagina, die schraubenförmige Penisspitze und das schraubenförmige Lumen des Collum uteri hier ein Eindringen des Penis in das Os uteri höchst wahrscheinlich machen.

Ich gehe auf diese Frage, in deren Beantwortung ich mich den Argumenten von SCHMALTZ vollkommen anschließe, hier deshalb ein, weil MARSHALL (30) in einer neueren Arbeit für den Schafbock ein Eindringen des Processus urethralis in den Muttermund für wahrscheinlich hält. Er gibt an, englische Schäfer machten Schafböcke dadurch unfruchtbar, daß sie den wurmförmigen Pisanhang abschnitten. Wenn sich dies bestätigen sollte, so wäre die Notwendigkeit des Processus urethralis für die Uebertragung des Spermas sichergestellt. Ich möchte jedoch dazu bemerken, daß nach den Angaben von Veterinären und deutschen

Schäfern der Urethralfortsatz außerordentlich in der Länge schwankt, ohne daß bekannt wäre, daß Schafböcke mit angeborenem Mangel des Processus urethralis unfruchtbar wären. Ich kann indessen die Möglichkeit nicht in Abrede stellen. Aus GARRODS (13) Abbildungen sehe ich, daß z. B. bei verschiedenen Antilopenarten der Processus urethralis fehlen, oder in allen Graden der Ausbildung, bis zu sehr beträchtlicher Entwicklung vorhanden sein kann. Sollte ihm eine so wesentliche Bedeutung zukommen, wie MARSHALL sie ihm beimißt, so würde wohl der Muttermund je nach den Arten verschieden, mit der Beschaffenheit des Penis korrespondierend, gebaut sein. Diese Frage lohnte wohl einer Untersuchung. Ich selbst kann keine Angaben darüber machen. Vorläufig möchte ich es indessen mit SCHMALTZ für äußerst unwahrscheinlich halten, daß der dünne Wiederkäuerpenis, in einem einzigen Stoß in die weite Vagina eingeführt, das Os uteri treffen soll.

Ich glaube, daß man für alle Tiere mit einigermaßen entwickelter Glans das Eindringen des Penis in den Muttermund für unmöglich erklären muß, bei vielen Penisformen, besonders denen mit Urethralfortsätzen, muß allerdings die Möglichkeit dieses Vorkommnisses zugegeben werden.

Wie sich die oft enormen Stacheln im Penisblindsack der Kaviaden, die bei der Erektion frei über die Eichelfläche hervorragen, zum Uterus verhalten, ist mir nicht bekannt.

Von mehreren Nagern, z. B. *Cavia*, *Pachyuromys*, *Gerbillus*, *Mus decumanus* et *musculus*, kennt man eine Besonderheit bei der Ejakulation, die Ausstoßung des Scheidenpfropfes, *bouchon vaginal*. Durch LATASTES (25) Untersuchungen wissen wir, daß dieser Pfropf ein Ejakulat des Männchens ist und dessen „Samenblasen“ entstammt. Hier wird zunächst das Sperma in die Vagina entleert, die zähe, schnell gerinnende Masse rückt hinterher und treibt das Sperma in das Lumen des Uterus hinein, wie man bei der Sektion frisch belegter Weibchen feststellen kann. Der Scheidenpfropf füllt die Vagina vollständig aus, er ist, je nach der Größe des Männchens, verschieden groß und sendet manchmal noch einen Fortsatz in das Cavum uteri hinein. Nach vollzogener Befruchtung (etwa 20 Stunden post coitum) wird er in toto aus der Vagina ausgestoßen. Es ist natürlich, daß der Vaginalpfropf eine weitere Begattung unmöglich macht, solange er in der Scheide sitzt. Doch kann es auch vorkommen, daß ein anderes Männchen so lange weitere Begattungsversuche macht, bis

der Pfropf sich löst und herausfällt. Dann kann natürlich eine zweite Begattung folgen, doch ist dies wohl ein abnormer Fall. Ueber den Scheidenpfropf vergleiche besonders LATASTE und SOBOTTA (51).

Nach geschiederer Begattung geht die Entfernung des Penis aus der Vagina im allgemeinen leicht von statten. Schwierigkeiten können da entstehen, wo die Eichel intra coitum zu sehr erheblicher Dicke anschwillt, wie z. B. beim Pferd. Hier können bei virginellen Stuten Verletzungen beim Zurückziehen des Penis vorkommen. Bei *Mus musculus* kommt es vor, daß die geschwollene Glans sich nicht sofort aus der Vagina entfernen läßt, so daß die beiden Tiere einen Augenblick zusammenhängen. Für längere Zeit ist dies bekanntlich regelmäßig der Fall bei den Kaniden. Bei Hund und Wolf verläuft die Begattung in gleicher Weise derartig, daß nach der Ejakulation das Männchen seitwärts vom Weibchen springt, mit einem Bein über den eingeführten Penis hinwegsteigt und sich so dreht, daß die Hinterteile der beiden Tiere einander zugekehrt sind. Dies „Hängen“ kann ein paar Minuten dauern, ich habe in einem Fall eine Dauer von 36 Minuten beobachtet (bei deutschen Doggen). Man hat ihm früher eine teleologische Bedeutung beigemessen; es sollte die Ejakulation so lange dauern, wie das Hängen, und der Mangel an Samenblasen sollte dadurch ausgeglichen werden. Auch wurde das Hängen für ein Mittel gegen das Abfließen des Spermas gehalten. Einige halten es für veranlaßt durch Kontraktion des *Musculus constrictor cunni*. Alle diese Erklärungen sind gekünstelt; daß das Hängen nicht notwendig zur Befruchtung ist, beweisen schon SPALLANZANIS (52) alte Versuche über künstliche Befruchtung beim Hunde. Auch eine Kontraktion des *M. constrictor cunni* ist jedenfalls nicht nötig, das Volumen eines erigierten Hundepenis genügt vollständig, um die Unmöglichkeit der Lösung nach vollendeter Begattung zu erklären. An eine Fortsetzung der Ejakulation während des Hängens ist nicht zu denken; denn erstens ist die Höhe der Erregung beim Hängen sicher vorüber, beide Tiere sind sogar energisch bestrebt, die Verbindung zu lösen; und ferner ist der Penis in dieser Situation so verbogen, daß sein Lumen ziemlich unwegsam sein muß. Nach meinem Dafürhalten haben wir daher in dem „Hängen“ eine belanglose und gewiß recht „unteleologische“ Begleiterscheinung bei der Begattung zu erblicken.

Was die Häufigkeit betrifft, mit der die Begattung während einer Brunstperiode vollzogen wird, so treffen wir gleichfalls

große Verschiedenheiten. Während z. B. *Tapirus* und *Mus musculus* die Begattung, die in beiden Fällen langwierig und offenbar sehr erschöpfend für das Tier ist, nur einmal am Tage vollziehen können, wird sie z. B. bei den Cerviden häufig wiederholt in kurzen Intervallen. Die Mehrzahl der Tiere vollzieht jedenfalls die Begattung in einer Brunstperiodé mehrmals.

So haben wir denn gesehen, daß im Verlauf der Begattung eine ebenso große Menge von Verschiedenheiten festzustellen ist, wie in der Morphologie des Penis. Die Frage liegt nahe, ob sich die Verschiedenheiten des biologischen Vorganges aus den morphologischen Unterschieden verstehen lassen. Das ist nur in sehr wenigen Fällen möglich. Wir können z. B. das Hängen der Hunde post coitum aus dem Bau des Penis verstehen, wir können auch aus dem anatomischen Bau schließen, daß der Penis des Ebers in den Uterus eindringt, wir wissen, daß die Ejakulation eines Scheidenpfropfes einen ganz bestimmten Bau der Vesiculae seminales voraussetzt. Aber nur da, wo die Verhältnisse so durchsichtig sind, können wir biologische Vorgänge aus der Morphologie erklären. Sonst erhalten wir keinen genaueren Aufschluß, wie einige Beispiele erläutern mögen: Wir wissen nichts darüber, wodurch sich der Innervationsmechanismus der Geschlechtsorgane der männlichen Wiederkäuer von dem anderer Säuger unterscheidet; wir wissen aber aus dem Verlauf der Begattung, daß große Unterschiede vorhanden sein müssen. Denn erstens ist im Beginn der Begattung das Sperma sofort zur Ejakulation bereit, und zweitens erfolgt diese nicht durch rhythmische, sondern durch eine einzige Kontraktion. Wir wissen ferner nicht, weshalb beim Schwein eine äußerst lang dauernde Ejakulation ohne aktive Bewegungen des Tieres erfolgt, und weshalb in anderen Fällen die rhythmischen Friktionsbewegungen notwendig sind. So müssen wir annehmen, daß in diesen Gruppen die verschiedene Schnelligkeit der Ejakulation durch verschiedene Innervation bedingt wird. Wie die Leitung in den Nerven funktioniert, darüber können wir nicht einmal Vermutungen aufstellen.

Wir finden in größeren Gruppen, z. B. bei den Wiederkäuern außer den Tylopoden, einen gleichen Begattungsverlauf und auch eine Uebereinstimmung im Bau des Penis. Wenn man aber aus dem gleichen Bau des Organes auf die Gleichheit des biologischen Vorganges schließen könnte, müßte man annehmen, daß das Schwein, dessen Penis dem der Wiederkäuer sehr gleicht, die Begattung in derselben Weise vollzöge. Das ist jedoch, wie wir gesehen

haben, keineswegs der Fall. Auch bei Nagern haben wir die Erfahrung gewonnen, daß trotz äußerlich gleichen Baues des Penis die Begattung ganz verschieden verlaufen kann (*Mus decumanus* — *Mus musculus*). Ueberhaupt zeigt uns die Ordnung der Nager im Gegensatz zu der der Ruminantien, daß sich keineswegs immer innerhalb größerer Gruppen die Begattung in einheitlicher Weise abspielen muß.

Es soll hier ferner darauf hingewiesen werden, daß die Begattung bei Tieren ganz verschiedener Ordnungen in ähnlicher Weise verlaufen kann. Ich erinnere an *Halmaturus* und *Ursus*, sowie daran, daß bei *Perissodaktylen*, *Bradytherien*, Nagern und Primaten die Art der Friktionsbewegungen und der Ejakulation gleichartig ist.

Zu bedenken ist hierbei hauptsächlich, daß der Erektions- und Ejakulationsvorgang abhängig ist von einer Masse von Einzel Faktoren, die, jeder für sich, eine Aenderung des Verlaufes bedingen können. Es kommt die Reizbarkeit und Spannung der Haut des Penis in Betracht, ferner die Blutfülle, die bei der Erektion notwendig ist, die Größe der reizempfindenden Fläche und die Zahl der sensiblen Nervenendapparate. Ferner spielt, wie wir sahen, die Erregbarkeit des Erektions- und Ejakulationszentrums eine wichtige Rolle; es können auch lediglich durch die verschiedene Stärke der beteiligten Muskeln Verschiedenheiten bedingt werden. Von wesentlicher Bedeutung ist ferner die Menge des Ejakulates, die ihrerseits abhängig ist von der größeren oder geringeren Sekretionsfähigkeit der Hoden, sowie sämtlicher accessorischer Drüsen.

Stellt man sich die Menge der möglichen Kombinationen vor, die durch Variation aller dieser Punkte erzielt werden kann, so wird die auffallende Verschiedenheit im Verlauf der Begattung bei verschiedenen Tieren begreiflich. Solange wir daher nicht imstande sind, alle diese Faktoren einzeln zu verfolgen, werden wir nicht darüber aufgeklärt werden, weshalb die Begattung in jedem einzelnen Falle gerade so und nicht anders verläuft.

In einigen Fällen liegt der praktische Nutzen gewisser Einrichtungen auf der Hand. So kann es z. B. kaum zweifelhaft sein, daß der Scheidenpfropf der Nager ein befruchtungsbegünstigendes Moment darstellt. Ähnlichen Nutzen gewährt wohl auch die *Eiaculatio in uterum* beim Schwein und wo sie sonst die Regel bildet.

Angesichts dieser Tatsachen drängt sich notwendig die Frage auf: Warum sind nicht überall diese Einrichtungen zur Erleichterung der Konzeption vorhanden? Wenn sie allgemein nötig wären, so wären sie sicher überall anzutreffen, sie können also höchstens für die Art nötig sein.

Wir kommen hier zu einer ähnlichen Erkenntnis, wie früher am Schluß unserer morphologischen Betrachtungen, daß nämlich die Leichtigkeit, mit der der Zweck der Begattung, die Befruchtung, trotz verschiedenster Mittel erreicht werden kann, eine ungeheuere Mannigfaltigkeit in der Wahl dieser Mittel zuläßt.

Wir haben gesehen, daß die Möglichkeit der weitgehenden morphologischen Spezialisierung am Kopulationsorgan in reichem Maße ausgenutzt ist. Ebenso sehen wir jetzt, daß eine ungeheuere Mannigfaltigkeit der Einzelheiten auch bei der Anwendung dieser Organe möglich ist und dementsprechend auch vorkommt. Wir wissen, daß bei wildlebenden Tieren, soweit bei beiden Partnern normale Bedingungen vorhanden sind, d. h. der Höhepunkt der Brunst beim Weibchen, volle sexuelle Leistungsfähigkeit beim Männchen, die Befruchtung mit auffallender Sicherheit eintritt. Wir wissen ferner, daß die Begattung, wie SPALLANZANIS Versuche an künstlich befruchteten Hündinnen bewiesen haben, nicht unbedingt nötig ist zur Befruchtung. Daraus können wir entnehmen, daß das Wie der Begattung der allerunwesentlichste Punkt für die Konzeption ist. Darin liegt auch die Erklärung dafür, daß alle die verschiedenen Veranstaltungen in gleicher Weise zum Ziele führen.

So kommen wir am Schlusse unserer Betrachtungen zu folgenden Ergebnissen:

Zu einer erfolgreichen Begattung bei Säugetieren ist lediglich die Beförderung befruchtungsfähigen Spermas in einen weiblichen Genitaltraktus nötig, in dem sich ein oder mehrere reife Eier vorfinden.

Unter befruchtungsfähigem Sperma ist das normale, für verschiedene Tiergruppen verschiedene Ejakulat zu verstehen, das aus den Sekreten der Keimdrüsen und der accessorischen Drüsen zusammengesetzt ist.

Dieser Zweck der Begattung kann auf sehr verschiedene Weise erreicht werden; es können morphologisch bedeutende Aenderungen am männlichen Begattungsapparat auftreten, ohne daß dadurch der Erfolg der Begattung in Frage gestellt würde. Demgemäß finden wir hier eine weitgehende morphologische Spezia-

lisierung, die sich auf wesentliche und unwesentliche Punkte erstreckt.

Diese Tendenz zur Variation, wenn ich mich so ausdrücken kann, geht so weit, daß selbst in Familien, wo ein herrschender Grundtypus vorhanden ist, an dem noch immer variationsfähigen Teil, dem freien Ende des Penis, Veränderungen auftreten (Perissodaktylen, Wiederkäuer).

Die Befruchtung kann ferner erreicht werden unter sehr verschiedenem biologischen Verlauf des Coitus, den wir demgemäß in großer Mannigfaltigkeit antreffen. Wir müssen annehmen, daß alle biologischen Verschiedenheiten eine morphologische Ursache haben, sind aber heute nicht imstande, alle Faktoren zu übersehen, die diese Verschiedenheiten bewirken.

Die morphologischen und biologischen Variationen sind nur möglich durch die Tatsache, daß der Begattungsakt in der Erreichung seines Zweckes unabhängiger von der Form des dazu nötigen Organes und von den Einzelheiten der mechanischen Ausführung ist, als andere physiologische Verrichtungen. Daher finden wir bei sehr verschiedenem Verlauf des Aktes eine morphologische Spezialisierung, wie wir sie bei keinem anderen Organ des Säugetierkörpers antreffen.

Breslau, Dezember 1903.

---



### Verzeichnis der angeführten Literatur.

- 1) ARNDT, RICHARD, Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Rutenknochens. Diss., Erlangen 1889.
- 2) BAUHOFF, J., Begattung der griechischen Schildkröte. Der zoolog. Garten, 32. Jg., 1891, p. 274—278.
- 3) BOAS, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVII, 1891, p. 271.
- 4) BRANDT und RATZEBURG, Medizinische Zoologie. Berlin 1829.
- 5) CARUS und OTTO, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. Leipzig 1840, Heft 5.
- 6) CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, herausgegeben von DUVERNOY, übers. von MECKEL, Bd. IV, Leipzig 1810.
- 7) DAUDT, W., Beiträge zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. XXXII, p. 231.
- 8) DUDLEY, Philosophical Transactions London, Vol. XXXIII, p. 259.
- 9) ELLENBERGER u. BAUM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere, 9. Aufl., Berlin 1900.
- 10) ERCOLANI, G. B., Dei tessuti e degli organi erettili. Memorie dell'accademia dei scienze dell' istituto di Bologna. Ser. II, T. VIII, p. 281, 1868.
- 11) FLEISCHMANN, A., Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXX, 1902, p. 539.
- 11a) 1. Fortsetzung dazu: ibd., Bd. XXXII, 1903, Heft 1, p. 21.
- 12) GADOW, H., Remarks on the cloaca and the copulatory organs of the amniota. Philos. transactions of the Royal soc. of London, 1887, p. 5.
- 13) GARROD, Notes on the visceral anatomy and osteology of ruminants etc. Proceedings of the zoolog. society, London 1877, p. 2.
- 14) GEGENBAUR, C., Grundriß der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl., Leipzig 1878.
- 15) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II, Leipzig 1901.
- 16) GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, Composition des appareils génitaux, urinaires et intestinaux etc. Mémoires du muséum d'histoire naturelle, Paris 1822.

- 17) GILBERT, Th., Das Os priapi der Säugetiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVIII, p. 805.
- 18) GÜNTHER, Untersuchungen und Erfahrungen auf dem Gebiete der Anatomie etc. Hannover 1837.
- 19) HAUSMANN, U. F., Ueber die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies. Hannover 1840.
- 20) HENSEN, Die Physiologie der Zeugung. HERMANN'S Handbuch der Physiologie, Bd. V.
- 21) HOME, E., Description of the anatomy of *Ornithorhynchus paradoxus*. London philos. transact., 1802, p. 67.
- 22) — Description of the anatomy of *Ornithorhynchus hystrix*. Ibid., p. 348.
- 23) HUXLEY, T. H., Lehrbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Uebers. v. RATZEL, Breslau 1873.
- 24) JONES, T. RYMER, A general outline of the animal kingdom. London 1841.
- 25) LATASSE, Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Zool. Anz., 1883, Bd. VI, p. 118.
- 26) LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
- 27) — Ueber die einheimischen Schlangen. Abhandl. d. Senckenbergischen naturf. Gesellsch., Bd. XIII, 1884.
- 28) LONSKY, F., Zur Anatomie des Darmrohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Diss. Breslau 1902.
- 29) LONSKY, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmrohres und des Urogenitalsystemes von Hyrax. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXVII, 1903, p. 579.
- 30) MARSHALL, F. H. A., The copulatory organ of the sheep. Anat. Anz., Bd. XX, 1901, p. 261.
- 31) MECKEL, J. F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Bd. II, Heft 1, p. 124, Leipzig 1811.
- 32) — *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica*. Lipsiae 1826.
- 33) v. MÖLLER, F., Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXV, 1899, p. 573.
- 34) v. MOJSISOVICS, Zur Kenntnis des afrikanischen Elefanten. Arch. f. Naturgeschichte, Bd. XLV, 1879.
- 35) MORTENSEN, die Begattung der *Lacerta vivipara*. Zool. Anz., Bd. X, 1887, p. 461.
- 36) MÜLLER, JOH., Ueber zwei verschiedene Typen in dem Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln etc. Abhandl. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1838, p. 139.
- 37) MÜLLER, KARL u. ADOLF, Tiere der Heimat. I. Cassel 1890.
- 38) NICOLAS, A., Sur l'appareil copulateur du béliet. Journ. de l'anat. et de la physiol., 1887, p. 584.
- 39) OUDEMANS, J. Th., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Haarlem 1892.
- 40) OWEN, R., Anatomy of vertebrates, Vol. III, London.
- 41) — „Marsupialia“ in Todds Cyclopaedia.
- 42) RAPP, Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen 1852.

- 43) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter, Berlin 1830.
  - 44) — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
  - 45) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig, Bd. III, Heft 4, 1842, über den Lemming, p. 1.
  - 46) RAUTHER, M., Bemerkungen über den Genitalapparat und die Anldrüsen der Chiropteren. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903, p. 508.
  - 47) RETTERER, M. E., Note sur le développement du pénis et du squelette du gland chez certains rongeurs. Comptes rendus hebdomadaires des séances et mém. de la Soc. de Biologie, T. IV, 1887, p. 496.
  - 48) ROBIN, H. A., Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des chiroptères. Annales des Sciences naturelles, Série VI, Zoologie, T. XII, Paris 1881, p. 111.
  - 49) SACK, A., Ueber die Verbindung der Crura penis mit dem Becken der Beuteltiere. Zool. Anz., Bd. IX, 1886, p. 164.
  - 50) SCHMALTZ, R., Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere, Berlin 1899.
  - 51) SOBOTTA, J., Ueber die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XLV, 1895, p. 15.
  - 52) SPALLANZANI, Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen. Uebers. von MICHAELIS, 1. Abt., Leipzig 1786.
  - 53) TULLBERG, T., Zur Anatomie des Haplodon rufus. Festschrift für LILLJEBORG, Upsala 1896.
  - 54) — Ueber das System der Nagetiere, Upsala 1899.
  - 55) WAGNER, R., Icones zootomicae, Leipzig 1841.
  - 56) WATSON, M., Contributions to the anatomy of the indian elephant. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VII, 1863, p. 60.
  - 57) WEBER, MAX, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.
  - 58) WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1883.
  - 59) WILLUGHBECK, Historia piscium. Oxon. 1686.
-

## Erklärung der Tafel.

### Tafel I.

Fig. 1. Penis von *Dasyurus viverrinus*. *u* gespaltene Mündung der Urethra, *d* dorsaler Anhang des Penis, *m* der an ihm inserierende Muskel.

Fig. 2. Penis von *Didelphys spec.* mit gespaltenem freiem Teil.

Fig. 3. Querschnitte durch den Penis von *Dasypus villosus* (älterer Embryo). *a* der Wurzel, *d* der Spitze genähert. *f* Corpus fibrosum, *f*<sub>1</sub> zweites Schwellkörperpaar, *sp* Corpus spongiosum, *sc* subkutanes Schwellgewebe (eine Art Eichel bildend).

Fig. 4. Penis der Giraffe. *pu* Processus urethralis.

Fig. 5. Penis des Igels. *a* längs, *b* quer durchschnitten. *f* fibröser Körper, *sp* Corpus spongiosum, *gl* Glans penis, *s* Septum.

Fig. 6. Die beiden Penes von *Varanus spec.* *a* von der dorsalen, *b* von der ventralen Fläche. *r* Samenrinne.

Fig. 7. Penes von *Pelias berus* mit gegabelten Enden.

Fig. 8. Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte. *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil mit Rinne *r*<sub>1</sub>.

Fig. 9. Penis von *Crocodylus spec.* *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil, *fr* Frenulum.

# Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren.

Von

**Max Hilzheimer.**

Hierzu Tafel II.

---

Im Verständnis des Aufbaues der Insektenunterlippe haben uns zwei Entdeckungen wesentlich gefördert. Die eine ist die Auffindung des Submentum, die zweite der Nachweis, daß der Hypopharynx kein besonderes Segment repräsentiere. Den älteren Forschern, wie LATREILLE, BURMEISTER und WESTWOOD, war das Submentum bei ihren Untersuchungen vollständig entgangen. Noch im Jahre 1879 kann ANDRÉ in seinen *Especies des Hyménoptères* von der Unterlippe der Hymenopteren sagen: „Elle se compose comme les mâchoires, d'une base plus cornée et d'une portion courte le plus souvent, quelquefois au contraire très allongée, membraneuse et très flexible. La première a été nommée par LATREILLE, le menton et la seconde est la languette ou ligula.“ Wenn wir dann aus der weiteren Beschreibung sehen, daß am Grunde dieses zweiten, languette genannten Teiles die Palpi und die Paraglossen entspringen, so kann damit nur die Glossa gemeint sein, während mit dem ersten, menton genannten Teil, der als Tragapparat für die languette dient, das Mentum bezeichnet sein muß, wie dies auch aus seiner Abbildung hervorgeht.

Doch schon wenige Jahre später, 1883, führt KOLBE in seiner „Einführung in die Kenntnis der Insekten“ das Submentum als einen wesentlichen Bestandteil der Unterlippe an und bildet es auch für verschiedene Insekten ab. KOLBE kennt auch schon den Hypopharynx, glaubt aber noch, daß er aus den Anhängen eines besonderen Segmentes entstanden sei. Diese Ansicht war über ein Jahrzehnt hindurch die herrschende, wenn sie auch von einzelnen bekämpft wurde. Erst im Jahre 1895 gelang HEYMONS in seiner Arbeit über „Die Segmentierung des Insektenkopfes“ der Nachweis, daß der Hypopharynx kein besonderes Segment sei. Gestützt auf seine embryologischen Befunde führt er aus: Der Hypopharynx

sei nichts anderes als die Sternite der 3 Kiefersegmente. Diese bilden zunächst eine mediane Hautfalte. Wenn die 3 Segmente sich nach vorn und um den Mund drängen, weicht diese Falte, da sie nach vorn und hinten keinen Raum findet, nach unten, d. h. nach der Ventralseite aus und bildet den zapfenförmigen Vorsprung auf der Unterlippe.

Als Bestandteile der Unterlippe der Insekten werden nun von allen Forschern übereinstimmend folgende 6 Teile genannt:

- 1) Submentum,
- 2) Mentum,
- 3) Glossen,
- 4) Paraglossen,
- 5) Palpen,
- 6) Hypopharynx.

Wenn nun auch von diesen 6 Teilen der eine oder der andere rudimentär werden oder mit einem anderen verwachsen kann, so müssen wir doch erwarten, jeden von ihnen mindestens in der Anlage bei allen Insekten zu finden. Bei vielen Insektenordnungen sind sie infolge der komplizierten Verwachsungen und Reduktionen oft recht schwierig nachzuweisen, eine Arbeit, die anfangs immer zu großen Meinungsverschiedenheiten geführt hat. Meistens ist es aber schließlich doch gelungen, eine einheitliche Auffassung durchzuführen und alle Teile, wenigstens in der Anlage zu zeigen, wie dies BECHER für die Zweiflügler und KADIĆ für die Käfer getan hat.

Merkwürdig ist es nun, daß ein so ausgezeichnete Forscher, wie der amerikanische Zoologe S. PACKARD, in seinem „A Text-book of Entomology“ für die Hymenopteren den Hypopharynx gleich Glossa setzt, wobei sich ihm sein Landsmann JOHN B. SMITH anschließt. Danach scheint bei den Hymenopteren von den aufgezählten 6 Stücken entweder eins zu fehlen, und zwar entweder die Glossa oder der Hypopharynx, oder beide sind verwachsen. Der Punkt, dem beide Forscher die größte Bedeutung beimessen, ist, wie SMITH sagt, „that a salivary duct opens in the hypopharynx at the base of the ligula, which he thereby identifies. As this ligula is always attached to the mentum it follows that this structure may be identified in the same way, while no structures not originating from the same point can be labial in character.“ Nach dieser Darstellung scheint der sonst Glossa genannte Teil der Hymenopteren zu fehlen und seine Funktion von dem Hypopharynx übernommen zu sein. Sagt doch

PACKARD: „In the Hymenoptera this organ (Hypopharynx) in its most specialized condition is a troughlike rod adapted for lapping nectar“ und fährt dann ausdrücklich fort: „The tongue or hypopharynx . . .“ Demgegenüber steht die Auffassung, welche die Bienenzunge als Glossa bezeichnet, eine Meinung, die auch Herr Professor R. HERTWIG in seinem Lehrbuch vertritt. Außer dieser Glossa hat aber PAUL FRANZ BREITHAUPT, wenigstens bei den Bienen, in seiner Arbeit „Ueber die Anatomie und Funktion der Bienenzunge“ auch einen Hypopharynx abgebildet, den er ausführlich beschreibt. Nebenbei will ich nur erwähnen, daß auch KOLBE behauptet, die Hymenopteren hätten einen Hypopharynx. Da er aber an Stelle des Hypopharynx einer Wespe irrtümlicherweise den Epipharynx abbildet und auch seine Beschreibung als zungenförmiges, von der Unterlippe frei abstehendes Gebilde mehr auf diesen paßt, so kann ich auf seine Meinung in diesem Falle keinen großen Wert legen. Indem mich nun Herr Professor RICHARD HERTWIG auf diese Unterschiede in den Auffassungen hinwies, veranlaßte er mich, die Unterlippe der Hymenopteren daraufhin zu untersuchen.

Da die Meinungsunterschiede bei der Unterlippe der Hymenopteren Glossa und Hypopharynx betreffen, so ist es nötig, für diese beiden ein Kriterium aufzustellen, wonach man sie leicht unterscheidet. Bei allen Insekten ist immer übereinstimmend derselbe geteilte oder verwachsene Anhang des Mentums als Glossa bezeichnet worden. Er geht vom vorderen Ende des Mentums aus. Es ist wichtig, diese terminale Stellung an der Spitze der ganzen Unterlippe im Auge zu behalten. Ganz anders liegt dagegen der Hypopharynx. Die erste genaue Beschreibung und auch die ausführlichste gibt uns OTTOKAR KADIĆ in seinen „Studien über das Labium der Coleopteren“. Er beginnt seine Untersuchungen mit *Periplaneta orientalis* und beschreibt auf p. 3 den Hypopharynx, wie folgt: „Kehrt man das Labium um und betrachtet dessen Innenseite, so sticht sofort in die Augen ein zapfenförmiges Gebilde, der Hypopharynx. Derselbe entspringt vom vorderen Ende des Submentum und ragt zungenförmig in die Mundhöhle.“ Er entspringt also nicht vom Mentum, sondern vom Submentum. Er liegt auch nicht am Ende der Unterlippe, sondern median auf ihr. Noch ein weiteres Kriterium zur sicheren Erkennung des Hypopharynx liefert uns BREITHAUPT in der schon zitierten Arbeit, wenn er p. 75 sagt: „Der Hypopharynx deckt

von oben her den Speichelgang.“ Er ist der einzige, der über die Beziehung des Hypopharynx zum Speichelgang etwas sagt.

Nachdem wir dergestalt für beide Organe Hypopharynx und Glossa sichere Kennzeichen gewonnen haben, können wir mit unserer Untersuchung selbst beginnen. Benutzt habe ich zum größten Teil in der Umgebung von München selbst gesammeltes Hymenopterenmaterial, das mit heißer PERENYISCHER Lösung konserviert und in 70-proz. Alkohol aufbewahrt war. Meine Präparationsmethode weicht von der von KADIĆ ausführlich beschriebenen ab. Von dem abgeschnittenen Kopfe entfernte ich zunächst das Labrum, damit die harten Mandibeln den ventral gelegenen Hypopharynx und Speichelgang noch schützten. Nachdem ich so den Kopf geöffnet hatte, präparierte ich noch seitlich die Mandibeln fort, ließ aber die Maxillen daran. Das so entstandene Präparat legte ich in Kalilauge und erwärmte es im Brutofen je nach der Größe 12—24 Stunden, weil durch Kochen leicht der Speichelgang zerstört wird. Meist genügten bei meinen Untersuchungen derartige Präparate. Wo es nötig wurde, Schnittpräparate zu machen, bettete ich frisch gehäutete Exemplare oder auch Puppen in Paraffin ein, das einen Schmelzpunkt von 60° hatte. Vor dem Schneiden erwärmte ich das Paraffin durch Anhauchen und erhielt so sehr schöne Uebersichtsbilder bei einer Dicke von 10  $\mu$ . Ich konnte auf diese Weise sogar 5  $\mu$  schneiden und erhielt Serien, die die Chitinstrukturen sehr gut zeigen. Zum Färben eignet sich nach meinen Erfahrungen für Uebersichtsbilder am besten Bismarckbraun, für Schnitte Hämatein I A nach APATHY, das die Chitinstruktur sehr gut zeigt.

Meine Untersuchungen machte ich im Münchener zoologischen Institute und hatte mich bei denselben der steten Unterstützung und Belehrung seitens meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, zu erfreuen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche. Ebenso haben mich die beiden Assistenten, Herr Dr. SCHEEL und Herr Dr. VON PROWAZEK stets mit ihrem Rate unterstützt; besonders der letztgenannte Herr hat mich durch seine tatkräftige Hilfe bei den oft sehr schwierigen Zeichnungen sehr gefördert. Auch ihnen sage ich meinen besten Dank für ihre lebenswürdige Hilfe.

Bevor ich auf meine eigentlichen Untersuchungen eingehe, will ich hier noch auf eine Umformung bei den Mundteilen der Hymenopteren hinweisen. In seinem Lehrbuch der Zoologie erwähnt Herr Professor R. HERTWIG einen „federnden Apparat“,



der sich an der Basis von Maxillen und Unterlippe bei den Hymenopteren findet. Auch KOLBE war dieser Apparat bekannt. Weder in KOLBES ausschließlich die Insekten behandelnden Arbeit noch bei anderen Autoren habe ich eine genaue Beschreibung dieses Apparates gefunden, weshalb ich sie hier geben will. Das Submentum ist klein, rudimentär und meistens weit von der Gula getrennt. Da es so unfähig geworden ist, als Tragapparat für das Labium zu dienen, haben diese Funktionen die Cardines der Maxillen mit übernommen, indem sie von den Seiten ein wenig unter das Submentum greifen. Zwischen Submentum, Gula und Cardines spannt sich ein dünnes, nur wenig chitinisiertes Häutchen aus, die sogen. Kehlhaut.

In den folgenden Betrachtungen sind ebenso wie in den Zeichnungen die Objekte so orientiert, daß die nach dem Mundinnern gerichtete Seite dem Beschauer zugekehrt ist, also oben liegt. Dementsprechend gebrauche ich bei meinen Ausführungen die Ausdrücke „oben“ und „unten“.

### Der Hypopharynx von *Vespa*.

Alles, was wir über die Wespenmundteile wissen, verdanken wir den Systematikern. Es finden sich in entomologischen Werken ausgezeichnete Abbildungen davon, so bei SAVIGNY, BURMEISTER, ANDRÉ u. a., doch fehlt eine eingehende Beschreibung, da sie dem Systematiker nur wenig für die Unterscheidung Wichtiges bieten.

Die Unterlippe der Wespen beginnt mit einem kleinen dreieckigen Submentum, an das sich nach vorn das Mentum anschließt. Das Mentum stellt man sich am besten als gleichschenkeliges Dreieck vor, dessen beide Schenkel nicht in einer Spitze, sondern in einer eirunden Linie zusammentreffen. Mit diesem Teil beginnt es am Submentum. Es ist nicht ganz eben, sondern seitlich ein wenig aufgebogen, so daß es eine ganz flache, nach oben offene Rinne darstellt. Vorn befinden sich 5 Gelenkfacetten zur Aufnahme von 2 Paar paarigen und einem unpaaren Anhang. Von diesen gibt sich das äußerste Paar leicht durch seine Gliederung als Palpen zu erkennen. Das zweite Paar ist messerklingenförmig und trägt je ein Löffelchen an der Spitze. Diese Löffelchen finden sich nur bei den Wespen. Seine Eigenschaft als Paraglossen ist seit SPENCE und KIRBY noch nie angezweifelt worden, so daß wir es auch ruhig so bezeichnen können. Somit

bleibt noch der mittlere unpaare Anhang übrig. Er ist bandartig, schwach gewölbt und an seinem vorderen Ende in 2 Zipfel gespalten, von denen jeder ein Löffelchen trägt. Auf seiner ganzen Oberfläche stehen Borsten, die in regelmäßigen Abständen in Querreihen angeordnet sind. Diese Borstenreihen beginnen aber nicht gleich an der Basis, dort ist zunächst eine kleine pyramidenartige Erhöhung, und erst vor ihr fangen die Borsten an. Nach der einen, nach PACKARDS, SMITHS Auffassung stellt dieser Anhang den Hypopharynx, nach der bisherigen die Glossa vor. Wenn wir nun erwägen, daß dieser Anhang am Mentum und nicht am Submentum festgewachsen ist, und daß ferner der Speichelgang sich nicht in ihn hinein fortsetzt, sondern hinter ihm mündet, also ausschließlich die Kennzeichen zutreffen, die wir für die Glossa gefunden haben, wenn wir dies alles, sage ich, erwägen, so müssen wir der bisherigen Ansicht beipflichten und diesen mittleren unpaaren Anhang als Glossa bezeichnen. In dieser Ansicht bestärkt uns auch die Zweiteilung des vorderen Endes. Da nämlich das Labium bei allen Insekten aus den rechten und linken Teilen eines Extremitätenpaares verwächst und sich bei vielen niedrigeren Insekten, z. B. Orthopteren, die Verwachsung noch nicht mit auf die als Glossen bezeichneten Lobi interiores erstreckt, so haben wir für diese Zweiteilung bei den Vespiden eine Erklärung: sie stellt einen noch ursprünglichen Zustand vor, bei dem die beiden Lobi interni noch nicht vollkommen verwachsen sind. Bei einem Hypopharynx dagegen würde sich für eine Zweiteilung der Spitze wohl kein Grund finden lassen. Von den Insektenmundteilen fehlt uns bei den Wespen somit nur noch der Hypopharynx. Wenn wir nun an der Stelle nachsehen, wo wir bei anderen Insekten gewohnt sind, den Hypopharynx zu finden, so sehen wir auch dort bei den Wespen einen Wulst. Dieser Wulst liegt median auf der Oberseite der Unterlippe. Er entspringt am Submentum und reicht nach vorn ein wenig über das Mentum hinaus. Fast seiner ganzen Länge nach wird er vom Speichelgang durchzogen, der ein wenig früher endigt als der Wulst. Für diesen medianen Wulst trifft nun alles zu, was den Hypopharynx charakterisiert. Er liegt median auf der Innenseite der Unterlippe, er beginnt am Submentum und deckt von oben her den Speichelgang. Daher glaube ich mit Recht für diesen Wulst die Bezeichnung Hypopharynx in Anspruch nehmen und ihn mit dem Organ gleichstellen zu dürfen, das wir auch bei den übrigen Insekten als Hypopharynx bezeichnen.

Während aber nun die übrigen Teile schon lange bekannt sind und es eine große Anzahl ausgezeichnete Abbildungen und auch Beschreibungen von ihnen gibt, habe ich weder eine Abbildung noch eine Beschreibung des von mir Hypopharynx genannten Teiles gefunden. Er scheint somit trotz seiner Größe den bisherigen Forschern entgangen zu sein. Deshalb habe ich ihm meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und ihn eingehend untersucht. Von der Längenausdehnung des Hypopharynx habe ich oben schon gesprochen. Er reicht vom Submentum bis etwas über das Mentum hinaus, so daß er von oben her die Basis der Glossa und Paraglossen verdeckt. Seine Breite ist an den einzelnen Stellen verschieden. Er ist aber auch an seiner schmalsten Stelle mindestens so breit wie Submentum und Mentum. Seine breiteste Stelle ist etwas vor dem Beginn des Mentums. Bei einer Betrachtung von oben (Fig. 1) fällt uns sofort eine Dreiteilung auf. Zwei Teile liegen hinter der eben erwähnten breiten Stelle, von diesen nenne ich den hinteren nach KADIĆs Vorgang Hypopharyngealstütze, weil er den ganzen Hypopharynx stützt, der auf ihn folgende mag Verbindungsstück heißen. Für den dritten, vor der größten Breite gelegenen Teil schlage ich den Namen Hypopharyngeallappen vor.

Die Hypopharyngealstütze (Fig. 1 *hyp*) besteht aus 3 Platten, die ungefähr in Form eines lateinischen großen H gruppiert sind, d. h. 2 Platten stehen senkrecht auf dem Submentum, und die dritte verbindet sie ungefähr in der Mitte. Daß die Hypopharyngealstütze wirklich am Submentum inseriert, zeigt uns der Längsschnitt (Fig. 3 *hyp*<sub>1</sub>). Die beiden senkrechten Platten liegen seitlich im basalen Teil des Hypopharynx in der Weise, daß ihre konkaven Seiten nach innen gerichtet sind. Unterhalb der dem Querbalken des H entsprechend gelagerten queren Platte liegen zwischen den beiden seitlichen Platten der Speichelgang und die Muskeln, die sich in den Hypopharynx hinein fortsetzen. Oberhalb spannt sich zwischen den Seitenplatten und der queren Platte ein Häutchen aus, das an seinem oberen Ende nach vorn umbiegt und sich in die Decke des Verbindungsstückes fortsetzt. Diese Decke ist flach, ohne Wölbung. Die Seitenwände des Verbindungsstückes gehen aus der Verlängerung der Seitenplatten der Hypopharyngealstütze nach vorn hervor. Sie haben somit dieselbe Konkavität wie diese. Unter Bildung einer tiefen, nach abwärts gerichteten Falte geht die Decke des Verbindungsstückes nach vorn in die Decke des Hypopharyngeallappens über. Diese Falte

ist von oben her wahrnehmbar (Fig. 1 *f*), wird aber auf einem Längsschnitt in ihrer Form und Ausdehnung deutlicher (Fig. 3 *f*).

Ebenso setzen sich die Seitenwände des Verbindungsstückes unter Faltenbildung in die Seitenwände des Hypopharyngeallappens fort. Diese Falten müssen natürlich nach außen ausweichen, da ja der innere Raum des Hypopharynx an dieser Stelle von der Deckenfalte eingenommen wird. Dadurch erzeugen sie die schon erwähnte breiteste Stelle des Hypopharynx. Da der Hypopharyngeallappen mit dem Mentum fest verwachsen ist — nur sein äußerstes Ende ist frei — ist die beschriebene Faltenbildung nötig, um die Beweglichkeit des Mentums nicht zu hindern. Die Decke des Hypopharyngeallappens hat in der Mitte eine Rinne (Fig. 2 *r*). Zu ihren beiden Seiten bemerken wir starre Borsten, die über sehr dunkeln, Scheuklappen ähnlichen Gebilden stehen (Fig. 1, 2, 3, 4 *b*). Um uns nun über die Beziehungen sowohl der einzelnen Teile des Hypopharyngeallappens zueinander, als auch über die Verbindung des ganzen Lappens mit dem Mentum klar zu werden, ist es nötig, einen Querschnitt anzufertigen.

Auf dem Querschnitt (Fig. 2) sehen wir Mentum und Hypopharynx zusammen eine Röhre bilden, in dem sich der Speichelgang und Muskeln befinden. Der Speichelgang gibt uns auch gleichzeitig die untere Grenze des Hypopharynx gegen das Mentum an. Alle unter ihm gelegenen Teile gehören zum Mentum, alle über ihm befindlichen zum Hypopharynx. Von der Form des Rohres macht man sich am besten eine Vorstellung, wenn man sich ein Haus denkt, dessen Dach statt eines Firstes eine Rinne hat und das auf einer schwach konkaven Unterlage steht. Diese schwach konkave Unterlage ist das Mentum (Fig. 2 *m*). Daran schließen sich nach oben die Seitenwände. Diese gehören schon zum Hypopharynx. Sie befestigen sich an die innere Seite des Mentums. Ihre Chitinbekleidung läßt sich in zwei Teile trennen, einen unteren, der sich mit Hämatein violett färbt, und einen oberen. Der untere erscheint auf dem Querschnitt meist faltig und läßt wahrscheinlich eine geringe selbständige Beweglichkeit des Hypopharynx zu. Der obere ist stark verdickt und färbt sich blau. Auch Bismarckbraun zeigt die verschiedene Färbung durch helleres Braun unten und dunkleres oben. Von den das Dach zusammensetzenden Teilen sind die unteren bis zur Rinne reichenden ebenfalls stark verdickt, während die die Rinne bildenden an der Verdickung nicht mehr teil haben. Diese alle färben sich mit Hämatein violett und mit Bismarckbraun hellbraun, wie die unteren

Seitenteile. Nach außen sind die verdickten Teile des Daches durch einen schmalen gezähnelten Rand abgeschlossen, der die schon erwähnten Borsten trägt und zwar so, daß auf jedem Zähnchen eine Borste sitzt (Fig. 2 i). Mit Hämatein färbt sich der Rand sowohl wie die Borsten rot, mit Bismarckbraun dunkel. Der violett sich färbende, die Hauptmasse ausmachende Teil setzt sich nach oben kontinuierlich in die ebenfalls violett gefärbte Wand der Rinne fort. Sie ist, wie schon gesagt, wieder schmal wie der untere Teil der Seiten. Die Rinne selbst ist mit ganz feinen Härchen besetzt. Bei stärkerer Vergrößerung bemerken wir, daß sowohl die Rinne wie die unteren violetten Wandteile ebenfalls mit einem ganz feinen, sich mit Hämatein rot färbenden Ueberzug bedeckt sind. Um nun gleich auf die verschiedene Färbung zu sprechen zu kommen, die ich hier geschildert habe, so glaube ich, daß sie nur verschiedene Konsistenz des Chitins zum Ausdruck bringt. Und zwar entspricht die rote Färbung wahrscheinlich dem härtesten Chitin, da es sich stets außen befindet. Außerdem ist auch das ganze Mentum rot gefärbt. Die violetten Teile werden das weichste Chitin darstellen, weshalb sie auch stets einen, wenn auch noch so feinen, roten Ueberzug haben. Einen mittleren Härtegrad repräsentiert dann das dunkelblau gefärbte Chitin. Es ist aber immerhin noch so hart, daß es keinen Schutzüberzug braucht. Weshalb wir keinen roten Teil an seiner Außenseite finden. Nach innen vom Chitin unmittelbar darunter liegt ein einschichtiges Epithel.

Diese komplizierte Beschaffenheit des Chitins, die wir aus der verschiedenen Färbung ersehen haben, ebenso die Verdickung des oberen Teiles der Seitenwände und der daranschließenden Dachteile bis zur Rinne, wird offenbar durch die schon öfter erwähnten Borsten hervorgerufen. Denn verdickt ist das Chitin nur unter den Borsten und den Wandteilen, die diese verdickten Stellen zu stützen haben. Die Borsten stehen zu beiden Seiten der Rinne, die, wie wir gesehen haben, die höchste Stelle des Hypopharyngeallappens einnimmt. Sie sind in mehreren Reihen angeordnet und zwar so, daß die höchste Reihe an den Rändern der Rinne steht, die tiefste dort, wo das Dach in die Seitenwände übergeht. Sie sind zur Ebene des Labiums senkrecht gestellt und bilden somit einen Winkel zu ihrer Unterlage. Am besten vergleicht man sie mit einer Bürste, deren Holz in einem Winkel zu seiner Unterlage steht, während die Borsten zu dieser Unterlage senkrecht gestellt sind. Diese Organe hielt ich anfangs für Sinnes-

organe und glaubte sie als Geschmacksorgane ansprechen zu müssen. Da ich aber in keiner Weise Nervenfasern aufzufinden vermochte, die an die Borsten herantreten, mußte ich diese Ansicht aufgeben. Ich fand aber das Chitin unter ihnen von so eigenartiger Beschaffenheit, daß es vielleicht einen Rückschluß auf den Zweck der Borsten gestattet.

Auf dem Querschnitt sehen wir eine Längsstreifung im Chitin, parallel der Oberfläche. Der Längsschnitt (Fig. 4) dagegen zeigt uns ein ganz anderes Bild. S-förmig gebogene Chitinverdichtungen ziehen senkrecht gegen die Oberfläche. Sie beginnen innen mit einer Faser, die dann jedesmal bis zur Breite einer Erhöhung ausfasert, von denen jede, wie gesagt, eine Borste trägt. Sie scheinen daher als besondere Stützen für die Borsten zu dienen. Wenn aber die harten unbeweglichen Borsten besonderer Stützen bedürfen, die auch, wie man aus ihrer Form schließen kann, ein wenig federn, so müssen sie zu einer Arbeit dienen, die sie mit härteren Gegenständen in Berührung bringt. Diese Arbeit kann aber mit Rücksicht auf ihre Lage im Munde nur das Kauen sein. Deshalb glaube ich sie als Kauorgane erklären zu dürfen. Wenn wir nun bedenken, daß auch bei manchen anderen Insekten, bei Poduriden, Thysanuren, Hemimerous u. s. w. Kauorgane auf dem Hypopharynx gefunden worden sind, so kann es uns auch nicht befremden, bei den Wespen etwas Ähnliches auftreten zu sehen.

Ungefähr in der Mitte des eben erwähnten Rohres, aber noch im Hypopharynx, liegt der Speichelgang. Sein Lumen ist beim Eintritt in den Hypopharynx noch kreisrund, nimmt aber allmählich, je weiter er nach vorn kommt, eine bohnenförmige Gestalt an, wie es schwach ausgeprägt schon Fig. 2 *sp* zeigt. Diese Form bewirkt es auch, daß er sich bei einem Anblick von oben zu gabeln scheint. Die Wand des Speichelganges wird von einem spiral aufgewundenen Chitinfaden gebildet. Dies Chitin scheint sehr hart zu sein, da es wieder mit Hämatein die uns schon bekannte rote Färbung zeigt. Um den Speichelgang herum gruppieren sich sehr regelmäßig die Längsmuskeln (Fig. 2 *m*). Senkrecht unter ihm im Mentum liegt ein unpaarer Muskel, und seitlich davon zwei paarig angeordnete. Es sind das dieselben Muskeln, die von verschiedenen Autoren im Mentum der Bienen abgebildet und beschrieben worden sind. Sie dienen zur Bewegung der Unterlippenanhänge. Ueber dem Speichelgang finden wir auch wieder 3 Muskeln. Davon ist wiederum der senkrecht über ihm liegende unpaar. Er ist von den beiden paarig zu seinen Seiten liegenden durch eine Chitinleiste

getrennt. Wenn wir nun bedenken, daß die Muskelmasse im Hypopharynx fast ebenso stark ist wie die im Mentum, welche letztere doch 5 relativ große Anhänge zu bewegen hat, so zeigt das, daß der Hypopharynx eine gewaltige Arbeit zu bewältigen hat. Diese Ueberlegung ist wiederum eine Stütze für meine Annahme, daß die Teile des Hypopharynx, welche die oben beschriebenen Borsten tragen, als Kauorgane, und zwar in ziemlich ausgiebigem Maße, verwandt werden. Zu den eben beschriebenen kommen noch 2 quere Muskeln, die ziemlich parallel in schräger Richtung von oben-hinten nach vorn-unten, und zwar von der Decke des Hypopharynx zum Speichelgang ziehen (Fig. 3 *qm*). Von ihnen liegt der eine im Verbindungsstück, der andere im Hypopharyngeallappen. Sie vergrößern wahrscheinlich das Lumen des Speichelganges und regeln so den Ausfluß des Speichels. Die ganze Muskulatur zeigt keine besonderen Eigentümlichkeiten; sie besteht aus quergestreiften Primitivbündeln, wie sie auch sonst aus der Insektenanatomie bekannt sind und wie sie K. C. SCHNEIDER abbildet und beschreibt. Im Querschnitt erscheinen die Bündel oval.

Zum Schluß habe ich noch einiger Drüsen Erwähnung zu tun. Sie liegen im Verbindungsstück zwischen der oberen Decke und dem schräg von dort nach unten ziehenden Muskelstrang (Fig. 3). Sie münden einzeln und zwar dort, wo die Decke des Verbindungsstückes in die Falte zum Pharyngeallappen umbiegt. Mit Rücksicht auf diese Lage kann man sie wohl am besten als Schmierdrüsen erklären. Ich habe sie übrigens nirgends erwähnt gefunden. Selbst L. BORDAS spricht in seiner umfassenden und sehr eingehenden Arbeit „Appareil glandulaire des Hyménoptères“ nirgends von diesen Drüsen.

Untersucht habe ich *Vespa germanica*, *V. crabro*, *Polistes gallica*. Den vorstehenden Untersuchungen liegen meine Befunde bei *V. germanica* zu Grunde; die beiden anderen Arten zeigen genau dieselben Verhältnisse.

### Der Hypopharynx von *Apis*.

Die Apiden sind die Hymenopterengruppe, die anatomisch am besten durchforscht ist. Es hängt das wohl damit zusammen, daß ihr hoch entwickeltes Staatenleben stets besonderes Interesse wachgerufen hat, und daß sie gewissermaßen als Haustiere des Menschen

auch der Untersuchung leicht zugänglich waren. Seit den für die Bienenanatomie grundlegenden klassischen Untersuchungen von LEUCKART hat sich unsere Kenntnis der einzelnen Teile durch fortgesetzte weitere Untersuchungen seitens anderer Forscher noch bedeutend vertieft. Mit der Anatomie der Bienenmundteile hat man sich aber erst verhältnismäßig spät beschäftigt. Die Arbeit von WOLFF „Das Riechorgan der Biene“ aus dem Jahre 1876 übergehe ich hier füglich, da sie, wie schon von SCHIMENZ und BREITHAUPt nachgewiesen, trotz ihres Umfanges ziemlich wertlos ist. Dagegen sind Mitte der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts einige vorzügliche Arbeiten besonders über das Labium der Bienen und seine Anhänge erschienen. Ich meine die Schriften von BRIANT und BREITHAUPt. (Seit diesen beiden Arbeiten sind noch eine ganze Anzahl ähnlicher erschienen.) Wenn sie sich auch hauptsächlich mit der Bienenzunge beschäftigen, so sind doch die anderen Teile des Labiums nicht unberücksichtigt geblieben, so daß wir darüber ganz genau unterrichtet sind. Der Hypopharynx allerdings war nur BREITHAUPt bekannt. Das Labium beginnt mit einem kleinen dreieckigen Submentum, das Mentum hat auch die uns von den Wespen her schon bekannte Form. Nur sind die Seiten vielmehr aufgebogen. Die äußeren Chitintteile bilden eine Hülse, die im Durchschnitt halbkreisförmig ist und in der die Weichteile und auch, wie wir später sehen werden, Speichelgang und Hypopharynx liegen. Vorn trägt das Mentum die schon von den Wespen her bekannten 5 Anhänge. Diese sind aber hier eigenartig entwickelt und weichen von den bei anderen Insekten bekannten Formen ab. Die Palpen sind viergliedrig, das hinterste, längste und stärkste Glied ist sehr verbreitert; das zweite, halb so lang, bildet dessen geradlinige Fortsetzung. Beide zusammen gleichen ungefähr einer Messerklinge. An der Spitze des zweiten sitzen die beiden vordersten keulenförmigen Glieder. Sind somit bei den Bienen die Palpen den ebenfalls messerklingenförmigen Paraglossen der Wespe ähnlich geworden, deren Funktion sie wahrscheinlich auch übernommen haben, so sind die Paraglossen der Bienen ganz anders entwickelt. Daß sie rudimentär geworden seien, kann man eigentlich nicht behaupten. Sie sind zwar verkürzt, aber dafür stark verbreitert. Mit den Basen umgreifen sie wie Hüllblätter die Zunge. Sie bilden, da sie sich nach vorn wieder verschmälern, eine zweizipfelige Röhre um die Zunge. „Ein sehr anschauliches Bild von der Form der Nebenzungen kann man



sich machen“, sagt BREITHAUPT, „wenn man seine Hohlhände mit zusammengelegten, aber gestreckten Fingern so aneinander legt, daß sich oben nur der Daumen, unten nur die kleinen Finger in ihrer ganzen Länge berühren, während die mittleren Finger bei gekrümmter Handfläche über die anderen hinausragen wie die seitlichen Lappen der Nebenzungen.“ Der zwischen den Handflächen gelassene Raum würde dann von der Glossa ausgefüllt werden. Aus ihrer terminalen Lage und daraus, daß der Speichelgang hinter ihr mündet, dürfen wir schließen, daß wir es wirklich mit dem Homologen der Wespenglossa zu tun haben. Sie ist eine bandartige Chitinlamelle, deren Ränder sich so stark nach unten krümmen, daß auf ihrer Unterseite eine Rinne entsteht. Vorn ist sie nicht gespalten, wie die Wespenzunge, und trägt demgemäß auch nur ein Löffelchen. Sie befindet sich also in einem fortgeschrittenen Zustande, bei dem es schon zu einer vollkommenen Verwachsung der Lobi interni gekommen ist. Auf ihrer Oberfläche trägt sie ebenfalls in Querreihen angeordnete lange Borsten. Auch diese Borsten beginnen wie bei *Vespa* nicht gleich an der Basis, sondern etwas weiter vorn ungefähr in einer Höhe mit dem Ende der Paraglossen.

Ungefähr an derselben Stelle wie bei den Wespen, d. h. ein wenig rückwärts von der Zungenbasis, median vom Submentum über dem Speichelgang finden wir wieder dasselbe Organ, das uns von der Wespe her bekannt ist. Es ist der Hypopharynx. Er reicht vom Submentum bis ein wenig über die Basis der Glossa, ist aber im Gegensatz zu *Vespa* schmaler als das Mentum. Im Gesamthabitus gleicht er dem Wespenhypopharynx. Wie dieser besteht er aus 3 Teilen, einem Stützgerüst, einem Verbindungsstück und dem Hypopharyngeallappen. Die Unterschiede erklären sich aus der weitergehenden Umbildung der Mundteile und erstrecken sich nur auf den Hypopharyngeallappen und den Uebergang vom Verbindungsstück zum Lappen. Das Mentum hat den Hypopharyngeallappen ganz in sich aufgenommen. Dies ist geschehen, indem sich einerseits die Seitenränder des Mentums, wie schon erwähnt, stark aufgebogen haben, andererseits, indem sich der Hypopharyngeallappen gesenkt hat, so daß seine Decke tiefer liegt als die des Verbindungsstückes. Daher kommt es auch, daß zwischen Lappen und Verbindungsstück keine Falte ist, sondern die Decke des Verbindungsstückes einfach nach abwärts biegt und sich in die Decke des Lappens fortsetzt. Der Lappen selbst liegt

derart im Mentum, daß seine Decke anfangs wenig über die Decke des Mentums hinausragt und später die Spitze sogar unter die Basen der Paraglossen versinkt, während sie bei den Wespen darüber liegt. Diese Spitze ist dicht mit feinen Härchen befilzt. Diese Spitze allein hatte BREITHAUPT gesehen und sie für den ganzen Hypopharynx gehalten. Nach ihm sollte sich die Decke des Mentums „unter das Dach der Nebenzungen begeben und einen dichtbehaarten Lappen bilden, dessen untere Wand in die sogen. Speichelklappe übergeht“. Ihre Lage hatte er also richtig erkannt, wie er auch an einer anderen Stelle sagt, daß sie die Mündung des Speichelganges von oben her „wie eine Oberlippe“ deckt. Bei den komplizierten Lagebeziehungen aber und der starken Chitinisierung des Mentums, was beides ein klares Bild beim Anblick von oben zur Unmöglichkeit macht, war er über die weiter rückwärts gelegenen Teile nicht ins klare gekommen, und so hatte er nicht erkannt, daß, was er für die Oberseite des Mentums gehalten hatte, ein besonderes Organ, nämlich der Hypopharynx sei. Diese Decke trägt nicht wie bei *Vespa* Kauorgane, dagegen ist ihre Oberfläche einige Male gefaltet. Diese großen Falten sind wieder ganz dicht mit kleinen Falten besetzt. Die Richtung beider Falten ist senkrecht zur Längsachse. Das ganze Chitin der Decke, und nicht nur wie bei *Vespa* deren Seitenteile, ist verdickt. Das Chitin zeigt sich auf dem Längsschnitt mehrschichtig. Die einzelnen Schichten sind gefaltet und zwar werden die Falten, je mehr nach außen und oben, um so stärker. Die letzte äußerste Schicht scheint sehr dicht zu sein, sie färbt sich mit Hämatein nicht, sondern behält auf sehr dünnen Schnitten die bräunlich durchscheinende Farbe des Chitins bei. In jeder einzelnen Schicht, mit Ausnahme der letzteren, finden sich stabartige Chitinverdichtungen. Sie sind senkrecht zur Oberfläche gestellt und verleihen dem Ganzen noch eine besondere Festigkeit. Ich glaube nun mit Rücksicht auf die flüssige Nahrung der Bienen zwar nicht, daß diese Decke als Kauorgan Verwendung findet, sondern daß sie nach Art einer Feile zum Glätten der Zellwände dient. In dieser Meinung bestärkt mich noch ein Muskel, der von rückwärts an die Decke tritt und, unter dieser fein verteilt, bis zur Spitze des Hypopharynx verläuft. Dessen Tätigkeit kann nur eine Bewegung nach vor- und rückwärts veranlassen, also in einer zur Faltenrichtung senkrechten Richtung, was der Bewegung einer Feile entsprechen würde. Diesen Muskel hat

BREITHAUPT schon abgebildet, doch zeichnet er seinen hinteren Insertionspunkt falsch. Er inseriert hinten nicht am Mentum, sondern läßt sich über das Submentum bis zur Gula verfolgen. Er ist wahrscheinlich den 3 bei den Wespen beschriebenen Längsmuskeln gleichzusetzen. Der zweite von mir gefundene Muskel ist von BREITHAUPT in derselben Lage abgebildet, in der auch ich ihn gesehen habe. Er zieht im Hypopharynxlappen in schräger Richtung von hinten-oben nach unten-vorn von der Decke zum Speichelgang. Er entspricht dem uns schon von den Wespen her bekannten Muskel und dient wahrscheinlich wie dieser zur Regelung des Speichelausflusses. Im Verbindungsstück scheinen die Apiden den den Wespen entsprechenden Muskel nicht zu haben. Daß bei den Apiden, wie aus obiger Darstellung hervorgeht, die ganze Muskulatur im Hypopharynx schwächer entwickelt ist als bei den Wespen, hängt wohl damit zusammen, daß dessen Lappen mit der Versenkung im Submentum auch die freie Beweglichkeit verloren hat.

Der Speichelgang (Fig. 5) ist ebenso wie bei *Vespa* mit einem Spiralfaden umkleidet, während er aber dort in einer Ebene liegt, macht er hier einige Biegungen, die ebenfalls durch die veränderte Lage des Hypopharyngeallappens bedingt werden. Dort, wo er aus dem Verbindungsstück in den Lappen übertritt, biegt er nach unten um, verläuft dann im Lappen parallel dessen Oberfläche bis dort, wo der eben beschriebene von der Decke kommende Muskel herantritt. An dieser Stelle biegt er abermals ein klein wenig nach unten, um dann in einem Bogen nach oben zu münden. In einer anderen Lage als der hier abgebildeten sieht man vom Speichelgang dort, wo er nach oben umbiegt, einen kurzen Blindsack sich nach vorn erstrecken, der wahrscheinlich als Speichelreservoir dient. BREITHAUPT bildet ihn ab, beschreibt ihn aber nicht.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf *Apis mellifica* und *Bombus terrestris*. Als einzigen Unterschied konnte ich feststellen, daß sich vorn in der Spitze von *Bombus* kleine einzellige Drüsen befinden, die ich bei *Apis* vermißte. Auch dieser Unterschied war BREITHAUPT schon bekannt, der diese Drüsen auch abbildet, da sich seine Zeichnungen auf *Bombus* beziehen.

Ich hätte gern ein Totalbild des Hypopharynx einer Biene gegeben. Bei den oben geschilderten Lagebeziehungen war mir dies aber nicht möglich, da von oben die Grenzen der einzelnen Teile gegeneinander kaum deutlich sichtbar zu machen sind.

### Der Hypopharynx von *Sphex*.

Auch die Crabroniden sind wie die Wespen anatomisch noch wenig untersucht worden. Allerdings bringt FRANZ FRIEDRICH KOHL in einer Arbeit: „Die Hymenoptereengruppe der Sphecinen“ einige Abbildungen von Sphegidenlabien. Da diese Arbeit aber rein systematischen Charakter hat, so wird das Labium auch von ihm nur mit einigen wenigen Worten gestreift. Mir selbst standen leider nur 2 Exemplare zur Verfügung, und davon noch dazu eins, *Sphex Latreillii*, als fertiges Präparat der hiesigen Sammlung. Das andere war *Sphex maxillosa*. Es waren also eingehende anatomische Untersuchungen nicht möglich. Das Labium besteht, wie die beiden eben beschriebenen, aus einem dreieckigen Submentum und einem seitlich aufgebogenen Mentum, das nach vorn die 5 Anhänge trägt. Die Palpen bestehen aus runden cylindrischen Gliedern wie bei *Vespa*. Auch die Paraglossen ähneln denen der Vespiden in ihrer Gestalt, aber sie sind kürzer und schwächer und tragen keine Löffelchen. Die Glossa geht in 2 Spitzen aus, die jedoch ebenfalls keine Löffelchen tragen. Aber sie ist wieder mit Haaren besetzt in ähnlicher Weise, wie wir dies schon bei den Wespen und Bienen kennen gelernt haben. Vielleicht stellt sie einen noch ursprünglicheren Zustand dar als die Glossa der Wespen, da hier sogar noch die Löffelchen fehlen. Der scharfen Erkennung des Hypopharynx auf Totalpräparaten stellen sich dieselben Schwierigkeiten entgegen, wie wir sie schon bei den Bienen und Wespen kennen gelernt haben. Doch scheint mir der Hypopharynx, auch mit Rücksicht auf die große Aehnlichkeit der Mundgliedmaßen, denen jener im Gesamthabitus zu gleichen.

Im Vorstehenden haben wir die Vertreter dreier Unterordnungen der Hymenopteren auf ihr Labium hin untersucht. Diese scheinen insofern jedesmal für die ganze Unterordnung vorbildlich zu sein, als ich nach Vergleich mit Abbildungen anderer zur selben Unterordnung gehörigen Hymenopteren immer nur Längenunterschiede in den einzelnen Teilen, aber keine Formunterschiede fand. Außerdem gehören gerade diese 3 Labien enger zusammen. Sie bilden einen von anderen Hymenopteren verschiedenen Typus, der charakterisiert ist durch ein dreieckiges rudimentäres Submentum und eine langgestreckte Glossa, die stets mindestens so lang ist wie das Mentum und die immer in gleicher Weise behaart ist, d. h. die Haare stehen in parallel angeordneten Querreihen. Ob diese Uebereinstimmung in den Mund-

teilen auch ein Zeichen für eine enge Verwandtschaft ist, ist natürlich nur durch Vergleichung nach anderen Körperteilen zu konstatieren. Auf jeden Fall scheinen mir dann die Crabroniden die ältesten zu sein, worauf einmal die zweispitzige Glossa, die noch keine Löffelchen trägt, zu deuten scheint; andererseits zeigen gerade sie nach den Abbildungen von KOHL die größten Variationen. Es gibt z. B. Cabroniden, bei denen die Paraglossen soweit rudimentär sind, daß sie nur wie Knösphen von der Glossa abstehen, bei anderen sind dagegen die Paraglossen enorm lang und die Palpe fast rudimentär.

### Der Hypopharynx von Formica.

Die Formiciden haben entsprechend dem großen Interesse, dessen sie sich zu erfreuen hatten, auch eine bedeutende Literatur hervorgerufen. Diese beschäftigt sich aber, abgesehen von systematischen Arbeiten, nur mit der Biologie und Physiologie derselben. Anatomisch ist über sie wenig gearbeitet worden, und wo wir etwa derartige Angaben finden, wie bei MARSCHALL, WASMANN und FOREL, so erstrecken sich diese doch hauptsächlich auf Untersuchungen des „Gehirns“ und der Sinnesorgane. In der Einleitung zu den meisten Werken finden wir zwar auch einige Angaben über die äußere Körperform, wobei denn auch die Mundgliedmaßen erwähnt werden. Deren Kenntnis war aber lange Zeit noch so lückenhaft, daß ANDRÉ in seinem 1885 erschienenen Werk „Les fourmis“ bei Besprechung des Labiums nichts von den Paraglossen sagt. Da er die Palpen und die Glossa erwähnt, werden ihm also die Paraglossen nicht bekannt gewesen sein.

Auf den ersten Blick gewährt das Labium (Fig. 7 u. 8) der Ameisen ein ganz anderes Bild als das der 3 vorhergehenden Hymenopteren. Das Submentum ist nicht mehr dreieckig, sondern hufeisenförmig gebogen. Es ist auch im Verhältnis zu den anderen Teilen bei weitem nicht so klein wie die früher beschriebenen. Allerdings scheinen nur die äußeren Ränder stark chitiniert zu sein. Sie erscheinen infolgedessen dunkel, alles übrige ist durchscheinend. Nach vorn setzt sich an das Submentum das Mentum. Es hat die uns schon von früher bekannte Form. Seine Ränder sind stark aufgebogen. Vorn trägt es die 5 Anhänge. Die Palpen bestehen aus 4 zylindrischen Gliedern. Am Vorderrande des Mentums, auf seiner Außenseite, steht zwischen den Palpen ein

Büschel starker Haare. Die Paraglossen sind rudimentär. Sie sind von oben schwer zu finden, weshalb sie wohl auch ANDRÉ übersehen hat (wenigstens erwähnt er sie in seinem Werk „Les fourmis“ nicht). Es sind kurze, dünne, blattartige Gebilde (Fig. 7, 8 p), die zu beiden Seiten der Zungenbasis liegen. Bei seitlicher Ansicht des Labiums (Fig. 7, 8 p) sieht man, daß ihr Unterrand gerade, ihr Oberrand stark halbmondartig gebogen ist. Sie sind außerordentlich dicht mit starken Borsten besetzt. Zwischen den Paraglossen liegt die Zunge. Sie ist viel kürzer als die der früher beschriebenen Hymenopteren, von denen sie sich überhaupt in jeder Hinsicht unterscheidet. Ihrer Form nach ist sie länglich-eirund. An der Spitze ist sie nicht gespalten und trägt auch kein Löffelchen. Sie stellt somit ein fortgeschrittenes Stadium dar. Entsprechend ihrer anderen Ausbildung wird sie auch in der Ruhelage anders getragen als bei den vorher beschriebenen. Bekanntlich schlagen Bienen und Wespen in der Ruhe die Zunge der Länge nach unter das Mentum. Nicht so die Ameisen. Bei ihnen wird die Zunge vor dem Mentum wie ein Taschenmesser der Länge nach zusammengeklappt, so daß die hintere Hälfte vom Mentum nach oben steht, dort knickt die Zunge um, so daß die Spitze wieder nach unten zeigt, wie es Fig. 7 darstellt. Da sich nun die Zunge getöteter Ameisen immer in dieser Lage findet und es nicht leicht ist, sie in einer anderen zu fixieren, ist es viel schwerer, sich von ihr ein Bild zu machen, als dies bei den Bienen der Fall ist. Wie bei jenen, ist sie auch an ihrer Oberfläche mit starken Haaren besetzt. Diese stehen jedoch nicht in regelmäßigen Querreihen, sondern scheinen regellos gestellt zu sein.

Auch der Hypopharynx ist anders entwickelt. Er ist viel kürzer, aber dafür höher geworden. Er beginnt zwar auch am Submentum, deckt aber vorn nur die Basis der Paraglossen und nicht mehr die der Glossa zu. Er verdeckt von oben das Mentum, das schmaler ist als er. An ihm lassen sich nur zwei Teile unterscheiden, ein außerordentlich lang ausgezogenes Stützgerüst und ein Hypopharyngeallappen. Das Stützgerüst greift auf das Mentum über. Der einfachen Schilderung halber beginne ich mit dem auf dem Mentum gelegenen Teile. Auf den beiden Seitenrändern des Mentums, ungefähr in deren Mitte, erheben sich 2 Platten derart, daß sie nach oben divergieren. Sie liegen seitlich in der Wand des Hypopharynx. Von dem unteren Ende dieser Platten geht je eine gebogene Chitinleiste nach rückwärts und befestigt sich am Submentum. Diese Chitinleisten sind ganz schwach chi-

tinisiert. Das Gerüst ähnelt somit der von KADIĆ für *Periplaneta* beschriebenen Hypopharyngealstütze. Nach vorn gehen die auf dem Mentum senkrecht stehenden Platten in die Seiten des Hypopharyngeallappens über. Die Seitenwände nähern sich vorn einander und biegen schließlich in die ein wenig ausgeschweifte vordere Wand um. Die Decke des Hypopharyngeallappens ist in ihrem hinteren Teile außerordentlich dünn und so durchsichtig, daß man sie erst an den Borsten erkennt, die sie trägt. Die Borsten sind in 2 Reihen angeordnet, welche hinten an den Seitenrändern der Decke beginnen und in je einer gebogenen Linie nach vorn in der Richtung auf die Ausbuchtung der vorderen Wand ziehen. Kurz vor ihr treffen sie in der Mitte der Decke in einem sehr spitzen Winkel zusammen. Die Spitzen der einzelnen Borsten sind mit hakenartiger Krümmung nach rückwärts gewandt. Sie entsprechen wahrscheinlich den schon bei den Wespen auf dem Hypopharyngeallappen gefundenen Organen, doch scheinen sie allerdings vermöge ihrer hakenartigen Krümmungen eher zum Festhalten als zum Kauen zu dienen. Ein Zweck, der auch bei den Ameisen, die so viel herumtragen, einleuchtend ist. Außer diesen Borsten ist die Decke noch auf ihrem vorderen Teile mit feinen Härchen befilzt. Das Labium ist so außerordentlich stark chitinisiert, daß es mir nicht gelungen ist, tadellose Schnitte zu erhalten. Ich glaube, dies wird wohl auch nur bei frisch gehäuteten Exemplaren möglich sein. Feinere histologische Untersuchungen konnte ich nicht anstellen. Das Chitin der Decke ist hinten sehr dünn, nimmt aber allmählich nach vorn an Dicke zu, erreicht seinen größten Durchmesser an der Vorderwand, etwas unterhalb der Stelle, wo die Decke nach unten umbiegt, und bleibt dann bis zum Speicheldrüsendgang ungefähr gleichmäßig dick. Auf dem Längsschnitt läßt sich auch erkennen, daß die Vorderwand in schräger Richtung nach rückwärts geneigt ist, so daß ihr unterer Rand weiter zurückliegt als der obere. Ferner ist auch sie mit kleinen Haaren dicht besetzt, die nach oben und außen gerichtet sind. Noch schwerer als über die Chitinteile ist es, sich über die Muskeln ein Bild zu machen. Doch glaube ich einen Muskel erkannt zu haben, der in der schon bei Wespen geschilderten Weise von der Decke zum Speichelgang zieht, und einen anderen, der in der Weise wie bei den Apiden an die Decke selbst ansetzt. Der Speichelgang ist wie bei den Wespen gebildet. Er ist von einem Spiralfaden umkleidet und erweitert sich nach vorn. Untersucht habe ich *Camponotus herculeanus*.

### **Der Hypopharynx von *Mutilla*.**

Die Literatur über die Mutilliden ist sehr umfangreich. Aber auch sie ist vorwiegend systematischen oder geographischen Charakters. Die Anatomie ist dagegen fast ganz vernachlässigt. In den Einleitungen zu den Werken über Mutillen findet man manchmal ganz kurze anatomische Angaben. So waren schon lange vom Labium das Submentum, das Mentum und die Palpen bekannt, während die Paraglossen nicht erwähnt werden. Daß sie übersehen worden sind, hat dieselbe Ursache wie bei den Ameisen, wie überhaupt das Labium von *Mutilla* mit dem der Ameisen große Ähnlichkeit hat. Die Uebereinstimmung in den Mundteilen ist um so bemerkenswerter, als ja die Mutillen ein Mittel zwischen Ameisen und Bienen darstellen sollen. Sie ist sogar so groß, daß man kaum ein Ameisenlabium von dem einer *Mutilla* unterscheiden kann. Auch hier findet sich ein hufeisenförmig gebogenes Submentum. Das Mentum gleicht dem der Ameisen, ist aber im Verhältnis zur Breite viel länger. Die Palpen sind wie bei *Formica* vielgliedrig, aber die zweiten und dritten Glieder sind nicht cylindrisch, sondern an ihrem Ende keulenförmig verdickt. Zwischen den Palpen an der Unterseite des Mentums findet sich ein Büschel starker Haare. Die Paraglossen gleichen in Form, Lage und Stärke der Behaarungen denen der Ameisen, ebenso die Glossa. Auch am Hypopharynx ist kaum ein Unterschied bemerkbar. Die Form ist dieselbe wie bei den Ameisen, nur ist hier die Decke noch schwächer chitinisiert, so daß sie keine Borsten mehr trägt. Untersucht habe ich *Mutilla europaea*.

### **Der Hypopharynx von *Priocnemis*.**

Das Labium von *Priocnemis* unterscheidet sich leicht von den beiden vorhergehenden. Das Submentum ist biskuitförmig, das Mentum hat nicht, wie alle bisher beschriebenen, seine größte Breite am vorderen Ende, sondern in der Mitte, so daß es eiförmig erscheint. Merkwürdigerweise ist es vorn gespalten. Die Palpen sitzen am Vorderrande des Mentums und bestehen aus 4 cylindrischen Gliedern. Zwischen ihnen liegen ebenfalls Borsten, die aber wegen der Zweiteilung des Mentums in zwei Büscheln stehen. Sehr weit zurück von ihrer Basis auf der Oberseite des Mentums,



fast in der Mitte seiner Längsachse, beginnen die Paraglossen. Die Paraglossen haben ungefähr die Form eines Löffels. Sie beginnen mit dem Stiel an einer gemeinsamen Basis. Dann divergieren die Stiele nach zwei Seiten, biegen plötzlich um, so daß sich die Enden einander nähern. Sie würden also ungefähr die Seiten eines Rhombus bilden. Nach vorn von der Umbiegungsstelle verbreitern sich die Stiele löffelartig. Die Löffelspreiten sind so gestellt, daß sie ihre konkaven Seiten einander zukehren. Die Stiele sind stärker chitiniert als die Spreiten und mit langen, starren Borsten kammartig besetzt. Auch die Löffelspreiten tragen Haare, doch sind diese kürzer S-förmig gebogen, so daß ihre Spitze nach aufwärts zeigen in der Art, wie die Haare auf der Zunge der Bienen und Wespen. Die Paraglossen sind länger als die Zunge, die sie fast vollkommen zwischen sich fassen. Die Zunge ist sehr stark verkürzt. Auch ihre Basis ist vom Vorderrande des Mentums weit nach rückwärts auf dasselbe verlagert. Ihr Vorderrand reicht nur wenig über das Mentum hinaus. Sie füllt den Zwischenraum zwischen den Paraglossen aus und hat wie dieser ungefähr rhombische Gestalt. Sie ist mit in Querreihen angeordneten Borsten besetzt. Median auf dem Mentum hinter den Paraglossen liegt der Hypopharynx. Er ist nur am Anfang ebenso breit wie das Mentum, sonst überall schmaler. Er ist infolge der Verlagerung der Paraglossen stark verkürzt, er beginnt zwar nach hinten am Submentum, reicht aber vorn nur noch bis zur Mitte des Mentums, da dort die Paraglossen beginnen, deren Basis er nicht verdeckt. Wie bei den Ameisen, besteht er aus zwei Teilen, einem Stützgerüst und einem Lappen. Der Hauptteil des Stützgerüsts befestigt sich wie bei den Ameisen am Mentum. Es sind dies 2 stark chitinierte Platten, die seitlich in der Wand des Hypopharynx liegen. Sie stehen weit hinten senkrecht auf den Seiten des Mentums. Nach rückwärts senden sie an ihrem unteren Ende sehr dünne Spangen zum Submentum. Nach vorwärts gehen sie kontinuierlich in die Seitenwände des Hypopharynx über. Die Seitenwände sind nach vorn ein wenig einander genähert. Sie biegen in die Vorderwand ein, die tief dreieckig eingebuchtet ist. In diesem dreieckigen Ausschnitt beginnen die Paraglossen. Die Vorderwand des Hypopharynx ist mit starken Haaren besetzt. Wahrscheinlich stellt sie ein Kauorgan vor, wie wir es schon bei anderen Hymenopteren gefunden haben. Untersucht habe ich *Priocnemis fusca*. Bei einer anderen Pompilide, *Pompilius viaticus*, fand ich als einzige Unterschiede

nur ein etwas anders ausgebildetes Submentum; das Submentum ist hier dreieckig mit einem hufeisenförmigen Ausschnitt nach vorn. Das Mentum ist vorn viel tiefer gespalten als bei der vorhergehenden Art.

Es scheint so *Pompilius* ein Verbindungsglied zwischen dem bei Ameisen und Mutillen geschilderten Typus des Labiums und dem von *Priocnemis* darzustellen. Der Speichelgang selbst ist, wie bei anderen Hymenopteren, von einem Spiralfaden umkleidet.

### Der Hypopharynx von *Chrysis*.

Bei *Chrysis ignita* ist das Submentum ganz rudimentär geworden. Es erscheint nur noch als ein schwarzer Streifen zwischen den Cardines der Maxillen. Das Mentum ist eiförmig. Es trägt vorn die Palpen, die zwischen sich wieder ein Haarbüschel haben. Die Paraglossen liegen wie bei den Ameisen ein wenig rückwärts von den Palpen seitlich an der Zungenbasis. Sie sind auch wie bei den Ameisen rudimentär, mit einem geraden Unter- und halbmondförmig gebogenen Oberrand und ebenfalls stark mit Borsten besetzt. Ameisenähnlich ist die Form der Zunge, ihr Ursprung und ihr Haarbesatz. Sie wird auch in der Ruhelage so getragen, wie ich dies bei den Ameisen ausführlich beschrieben habe. Was den Hypopharynx anbelangt, so ist er ebenso wie bei den Ameisen entwickelt. Er ist ungefähr so lang wie das Mentum, aber schmaler als dieses. Wie bei den Ameisen, besteht er aus Stützgerüst und Lappen. Das Stützgerüst besteht ebenfalls aus 2 Platten, die hinten auf den Seitenrändern des Mentums senkrecht stehen, in der Seitenwand des Hypopharynx liegen und in diese kontinuierlich übergehen. Die Vorderwand des Hypopharynx ist ebenfalls ausgebuchtet und trägt feine Haare, die nach oben zeigen. Auch ist sie in ihren unteren Parteen in der schon bei den Ameisen geschilderten Weise nach rückwärts gebogen. Leider ist das Mentum so stark chitinisiert, daß man von oben nicht viel vom Hypopharynx sieht, so daß ich nicht feststellen konnte, ob die Decke ebenfalls Borsten trägt oder nicht. Eigenartig ist der Speichelgang ausgebildet. Er ist nicht von einem chitinisierten Spiralfaden, sondern von einem weitmaschigem Chitinnetz umkleidet. Er unterscheidet sich dadurch nicht nur vom Speichelgang aller Hymenopteren, sondern überhaupt der meisten Insekten.

Die Hymenopteren, deren Labium ich zuletzt geschildert habe, von den Ameisen bis zu den Chrysididen, sind jede einzelne ein Repräsentant einer besonderen Unterordnung, nämlich der Formiciden, Heterogynen, Pompiliden, Chrysididen. Sie gehören nach ihren Labien ebenfalls enge zusammen. Diese bilden allerdings nicht einen so einheitlichen Typus wie die der Wespen, Bienen und Sphegiden, es lassen sich aber doch zwei gemeinsame Merkmale aufstellen. Sie haben sämtlich auf der Unterseite des Mentums zwischen den Palpen ein Haarbüschel, das allerdings bei den Pompiliden infolge der Zweiteilung des Mentums in 2 Haarbüschel zerfällt, und bei ihnen allen ist die Vorderwand des Hypopharynx ausgebuchtet. Außerdem bilden sie, wie ich gleich zeigen werde, die Glieder einer Reihe. Als ursprünglichste und primitivste Form darf man wohl die Pompiliden ansehen, bei denen es noch nicht einmal zu einer vollständigen Verwachsung der den Stipites entsprechenden Glieder gekommen ist, so daß das Mentum vorn noch gespalten ist. Alle übrigen Veränderungen, Verlagerung der Glossen- und Paraglossenbasis nach rückwärts, Verkürzung des Hypopharynx, Auftreten von 2 Haarbüscheln zwischen den Palpen, erklären sich aus dieser Spaltung. Am tiefsten ist das Mentum von *Pompilius* gespalten, das auch noch durch sein dreieckiges Submentum und die Art der Behaarung der Glossa Beziehung zu dem Typus der Bienen u. s. w. zeigt. Auf einen ursprünglichen Zustand weisen gleichfalls die bei den Pompiliden noch wohlentwickelten Paraglossen. An die Pompiliden schließen sich die Chrysididen an, die wie jene ein eiförmiges Mentum haben, und bei denen die Glossa noch nicht die direkte Fortsetzung des Mentums ist, sondern in ihrem hinteren Teile noch ein wenig oben auf dem vorderen Teile des Mentums liegt. Die Chrysididen leiten durch ihre halbmondartig ausgebildeten Paraglossen und die Form und Behaarung ihrer Zunge zu den Ameisen und Mutillen über. Diese letzten beiden gehören ihrerseits wieder enge zusammen, was durch das hufeisenförmige Submentum ausgedrückt ist.

### Hypopharynx von *Macrophya*.

Die Mundteile der Tenthrediniden sind einmal genauer untersucht worden, und zwar von F. W. GENTHE gelegentlich einer Arbeit über „Die Mundwerkzeuge der Microlepidopteren“. Seine Beschreibung ist, abgesehen davon, daß er Submentum und Hypo-

pharynx unerwähnt läßt, so ziemlich zutreffend. Das Submentum ist (Fig. 9 *m*) dreieckig und gut entwickelt. Es schließt fast unmittelbar an die Gula an, ist aber ganz auffallend weit vom Mentum getrennt. Das Mentum selbst ist eirund und trägt vorn die kurzen, 4-gliedrigen Palpen (Fig. 9 *pl*) zwischen ihrer Basis, etwas weiter nach vorn, entspringen die Paraglossen (Fig. 9 *p*). Sie sind sehr weichhäutig; ihre Außenseite ist konvex, ihre Innenseite gerade oder ein wenig konkav. An ihren hinteren Teilen sind sie mit verhältnismäßig starken Borsten, an ihren vorderen Teilen sind sie mit feinsten Härchen bedeckt, die wie bei den Bienen und Wespen auf Querreihen stehen. Zwischen den Paraglossen liegt terminal am Mentum die Glossa (Fig. 9 *g*). Sie ist wieder langgestreckt und schmal, sie ist wie bei den Bienen mit ihren Rändern nach unten gebogen, so daß sie eine nach unten offene Rinne bildet; sie ist in derselben Art wie die Paraglossen mit Haaren besetzt, d. h. an ihrem hinteren Teile trägt sie starre Borsten, an ihrem vorderen in Querreihen angeordnete feinste Härchen. Diese verschiedene Behaarung habe ich der Deutlichkeit halber nicht gezeichnet. Sie wird auch nur bei stärkerer Vergrößerung als der hier abgebildeten sichtbar. Eigenartig und ganz abweichend ist der Hypopharynx entwickelt. Was seine Länge anbelangt, so reicht er nach vorn etwas über das Mentum hinaus, ist jedoch nach hinten nicht länger als das Mentum. Ich habe nirgends eine Verbindung zwischen ihm und dem Submentum gefunden, was wahrscheinlich daher kommt, daß das Mentum so weit vom Submentum entfernt ist. Demgemäß fehlt auch ein eigentliches Stützgerüst. Von oben sieht der Hypopharynx fast rhombisch aus. Von den beiden Ecken des Rhombus, die sich in der Längsachse befinden, ist die eine, die hintere, am Hinterrand des Mentums festgewachsen, die andere liegt über der Glossa. Die beiden anderen Ecken stellen die größte Breite des Hypopharynx dar. Er ist an dieser Stelle breiter als das Mentum. Dort hat er auch die größte Höhe. Von dort fällt er nach vorn und hinten schräg ab. Man stellt sich den Hypopharynx also am besten vor als eine vierseitige Pyramide, deren Grundfläche ein Rhombus ist. Die Seiten sind bis ungefähr dort, wo der Hypopharynx über der Basis der Paraglossen liegt, stark chitinisiert. Die Haut der Decke ist in der schon von den Bienen her bekannten Weise in der Querrichtung fein gefaltet. Außerdem ist die Spitze mit feinsten Härchen besetzt. Untersucht habe ich außer *Tenthredo* noch *Emphytes*, *Macrophya*, *Cimbex* und *Hylotoma* und konnte ebenso-

wenig wie GENTHE, der noch andere Tenthrediniden untersucht hat, wichtige Unterschiede entdecken. Bei *Cimbex* sind die letzten beiden Glieder der Palpen stark verbreitert und abgeflacht. Außerdem differieren die einzelnen Arten in Bezug auf die Länge und Breite der Glossen und Paraglossen, die aber immer dasselbe Gesamtaussehen und die gleiche Art der Behaarung beibehalten. Der Speichelgang ist normal entwickelt. Er ist von einem chitinisierten Spiralfaden umkleidet und erweitert sich allmählich nach vorn, bis er noch unter dem Hypopharynx kurz vor Beginn der Glossa mündet.

Nach GENTHE sollen die Mundteile der Tenthrediniden in erster Linie beißend sein, „daneben mögen sie wohl auch im Stande sein, Säfte und fein verteilte Massen aufzusaugen“, sagt er. Deshalb hält er auch deren Mundteile für sehr ursprünglich. Er weist nach, daß sie zu den Mundteilen der Microlepidopteren keine Beziehung haben, wie früher öfter behauptet worden ist. Mir scheinen die Mundteile nun auch keine nähere Beziehung zu denen der früher geschilderten Hymenopteren zu besitzen. Es würden somit die Tenthrediniden eine Hymenopterenunterordnung darstellen, die sich ziemlich früh von den übrigen Hymenopteren getrennt und einen eigenen Entwicklungsgang eingeschlagen hat.

### Der Hypopharynx von *Sirex*.

Das Labium von *Sirex* ist so eigenartig ausgebildet und weicht so von den Labien aller übrigen Hymenopteren ab, daß man, wenn man nach den Mundteilen gehen wollte, Bedenken tragen müßte, *Sirex* zu den Hymenopteren zu stellen. Ich will zunächst die einzelnen Teile beschreiben, bevor ich an ihre Deutung gehe. Vor der Gula liegen zunächst 2 kleine, kreisförmige, stark pigmentierte Chitinscheiben, die an ihrem Vorderrande durch einen Querbalken verbunden sind (Fig. 10 j); darauf folgt eine ungefähr quadratische Chitinplatte (Fig. 10 s), die 2 Paar noch näher zu besprechende rechte und linke Anhänge trägt. Auf diese folgt abermals eine Chitinplatte (Fig. 10 d). Der Hinterrand dieser Platte ist halbmondförmig ausgeschnitten und liegt so, daß die beiden Hörner, die durch den halbmondförmigen Ausschnitt gebildet werden, auf der 1. Platte liegen. Ich betone die Lage ausdrücklich, weil ich noch darauf zurückkommen werde. Die 2. Platte verbreitert sich nach vorn und trägt 1 Paar paarige und einen

unpaarigen Anhang an ihrem Vorderrande. Die Seitenränder sind ganz auffallend stark chitinisiert. So gewinnt hier das Labium eine große Ähnlichkeit mit dem von *Periplaneta*, die noch dadurch erhöht wird, daß hier die vordere Platte wie bei *Periplaneta* über die hintere geschoben ist. Diese Ähnlichkeit ist aber nur eine scheinbare, wie wir gleich sehen werden. Von den erwähnten Anhängen sind die der vorderen Platte leicht zu deuten. Die paarigen sind an ihrer Gliederung sofort als Palpen (Fig. 10 *Pl*) zu erkennen. Sie bestehen im Gegensatz zu den übrigen Hymenopteren, bei denen die Palpen 4 Glieder haben, aus 3 Gliedern. Von ihnen sind die 2 ersten zylindrisch, das 3. ist keulenförmig verdickt und ungefähr ebenso lang wie die beiden anderen zusammen. Alle Glieder tragen lange starre Borsten, die jedoch am vordersten besonders lang und zahlreich sind. Der unpaare Anhang zwischen den Palpen muß die Glossa sein (Fig. 10 *g*). Sie ist eiförmig, mit sehr langen und starken Haaren besetzt, die regellos stehen, während die Haare der Glossa der übrigen Hymenopteren meist in Querreihen angeordnet sind. Paraglossen habe ich nicht finden können. Da die eben geschilderten Anhänge Palpen und Glossen bei allen Insekten stets vom Mentum ausgehen, so müssen wir also die vordere 2. Platte wohl auch als Mentum auffassen. Die starke Verdickung der Seitenwände des Mentums glaubte ich erst als rudimentäre Paraglossen ansehen zu müssen, aber ihre Lage nach außen von den Palpen widerspricht dieser Ansicht. Die Verdickung der Seitenränder wird wahrscheinlich erst erworben sein, weil die ausnahmsweise kräftigen Palpen einer besonderen Stütze bedurften. Was nun die 1. Platte anbelangt, so trägt sie, wie wir gesehen haben, ebenfalls Anhänge und zwar 2 Paar. Wenn wir nun an unsere Präparationsmethode, bei der der Kopf von oben her geöffnet wurde, denken, so erinnern wir uns, daß wir erst die Oberlippe, dann die Mandibeln und erst, wenn es nötig wurde, die Maxillen entfernten. Die Maxillen haben wir hier jedoch nicht entfernt, folglich müssen diese Anhänge den Anhängen der Maxillen entsprechen. Und wir können bei genauerem Hinsehen in dem äußeren Paar auch leicht die Palpen erkennen, die zwar rudimentär (Fig. 10 *Pm*) geworden sind, aber doch noch eine Gliederung in wahrscheinlich 3 Teile erkennen lassen. Das innere Paar werden dann die Loben der Maxillen sein; sie sind messerklingenförmig gestaltet und ebenfalls stark behaart. Somit scheint also die 1. Platte aus den Basen der Maxillen zu bestehen. Wenn wir uns nun aber vergegenwärtigen, daß bis jetzt

noch ein Submentum nicht erwähnt ist, und wenn wir dann in der Mitte der 1. Platte eine stark chitinisierte dreieckige Stelle finden, die genau dieselbe Form hat wie auch sonst das Submentum, so werden wir diese als Ueberreste des Submentums ansprechen müssen. In dieser Ansicht bestärkt uns noch der Hypopharynx (Fig. 10 *hyp*), der nach unseren Erwägungen zu Anfang der Arbeit am Submentum festgewachsen ist. Dieser ist kenntlich an der Mündung des Speichelganges. Er ist ein medianer Wulst auf der 1. Platte, der auf ihr gerade dort festgewachsen ist, wo wir das Submentum fanden. Somit würde die 1. Platte aus dem Submentum und den Stipites der Maxillen bestehen, indem ich nämlich für die Cardines die zu Anfang beschriebenen kreisrunden Scheiben zwischen der 1. Platte und der Gula erklären möchte. Es bleibt nun noch übrig, etwas über den Hypopharynx zu sagen (Fig. 10 *hyp*). Er ist, wie schon erwähnt, ein medianer Wulst, der am Hinterrande der 1. Platte oder des Submentums beginnt, ungefähr so breit ist, wie der als Submentum gedeutete Teil der 1. Platte ihn somit von oben her verdeckt und nach vorn sich bis ungefähr zur Mitte des Mentums erstreckt, so daß er also ziemlich weit vor dem Beginn der Glossa aufhört. Vorn ist der Hypopharynx durch einen Einschnitt zweigeteilt. Der Einschnitt setzt sich als Falte noch ein Stück auf den Hypopharynx fort. Zu den beiden Seiten der Falte stehen starre Borsten. Somit erinnert das vordere Ende des Hypopharynx mit seiner Falte und den Borsten an die bei den Wespen geschilderten Verhältnisse und wird wahrscheinlich auch so wie dort als Kauorgan verwendet. Um nun auf die vorher erwähnte Ueberschiebung des Mentums über die dahinter liegende Platte zurückzukommen, so will ich hier darauf hinweisen, daß die Ruhelage eine ganz andere ist als bei den anderen Hymenopteren. Das Mentum kann auf der hinteren Platte nach vorn verschoben werden, so weit, daß allerdings noch ihre hintersten Teile auf der unteren Platte liegen. In der Ruhelage wird sie ganz zurückgezogen, so daß Mentum und Platte so zueinander liegen, wie ich es vorher geschildert habe, und dann wird die Zunge nach oben eingebogen. Auf Grund dieser ganzen eigenartigen Verhältnisse scheinen die Sireciden eine Gruppe zu bilden, die sich sehr weit nicht nur von den übrigen Hymenopteren, sondern auch den übrigen Insekten entfernt. Vielleicht deutet der 3-gliedrige Palpus labialis und die Ueberschiebung der 2., das Labium bildenden Platte mit ihrer Basis über die 1. auf nähere Beziehungen zu den Orthopteren. Wenigstens findet

sich bei *Periplaneta* ein 3-gliedriger *Palpus labialis* und ist das *Mentum* mit seinem Hinterrand über das *Submentum* geschoben. Eine Verwachsung der *Stipites* der Maxillen mit dem *Submentum* ist mir wenigstens von keiner anderen Art bekannt. Untersucht habe ich *Sirex gigas*.

Zu den noch nicht untersuchten Hymenopterenfamilien gehören die Ichneumoniden. Diese haben wohl die größte Artenzahl. So finden wir bei ihnen denn auch die größten Unterschiede in der Ausbildung der Mundteile. Die Angaben, die uns GRAVENHORST in seiner *Ichneumonologia* gibt, sind in Bezug auf die Mundteile leider völlig unzureichend. Von den bis jetzt von mir untersuchten Arten ist auch keine wie die andere ausgebildet und die Unterschiede erstrecken sich nicht nur auf das *Labium*, sondern auch auf Maxillen und Mandibeln. Ich bin deshalb vorläufig auch noch zu keinem sicheren Resultat gelangt, hoffe jedoch bald eine Arbeit folgen lassen zu können, die nur die Ichneumoniden behandeln und sich gleichmäßig mit allen Mundteilen beschäftigen soll. Doch mögen vorläufig einige kurze Notizen schon hier Platz finden.

Gemeinsam ist allen Ichneumoniden, daß das *Labium* nur aus einer Platte besteht und nicht wie bei allen übrigen Insekten aus zwei. Diese Platte scheint allerdings aus *Mentum* und *Submentum* entstanden zu sein. Ich glaubte, wenigstens auf Schnitten von *Rhyssa*, die allerdings wegen des harten Chitins der Platte stark zerrissen sind, eine Verwachsungsnaht zu erkennen, welche die Platten in einen hinteren Teil, *Submentum*, und einen vorderen Teil, *Mentum*, trennen würde. Diese Frage soll hiermit jedoch noch keineswegs entschieden sein. Gemeinsam ist ferner ein *Labialpalpus*, der aus 4 cylindrischen Gliedern besteht. Zwischen den Palpen steht wie bei den Ameisen ein Haarbüschel. Damit ist aber auch alles erschöpft, was gemeinsam ist. Die Paraglossen, abgesehen von ihrer verschiedenen Gestaltung und Lage bei den einzelnen Arten scheinen bei *Anomalon* zu fehlen. Bei *Ephialtes* dagegen sind sie ausgezeichnet entwickelt und ziemlich lang. Was die *Glossa* anbelangt, so ist sie nirgends gut entwickelt, fehlt sogar öfters ganz wie bei *Campoplex*, *Anomalon*, *Ophion*. Für uns ist die Hauptsache der *Hypopharynx*; er scheint überall vorhanden zu sein, wenn er auch wegen des dunklen Pigmentes der unter ihm liegenden Chitinteile nicht immer deutlich sichtbar zu machen ist. Am besten habe ich ihn gesehen bei einer halb seitlichen Ansicht. In Form und Ausbildung ähnelt er dem *Hypopharynx* der Ameisen und besteht wie dieser aus Stützgerüst und Lappen.



Er ist schmaler als die Platte, aus der, wie oben gesagt, das Labium besteht. Nach vorn reicht er bis an die Basis der Paraglossen, die er nie zudeckt. Am Hinterrand der eben erwähnten Platte beginnt das Stützgerüst; ein weiterer Beweis dafür, daß das hintere Ende dem Submentum entspricht. Es besteht aus 2 senkrecht auf dem Hinterrand stehenden Platten, die seitlich in den basalen Teilen des Hypopharynx liegen und kontinuierlich in dessen Seitenwände übergehen. Die Seitenwände konvergieren nach vorn. Die Vorderwand ist herzförmig ausgeschnitten, was ebenfalls an die Ameisen erinnert. Die Decke ist sehr dünn und scheint keine Borsten zu tragen. Zum Schluß möchte ich, obgleich eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörig, in einigen Worten auf die Unterschiede in den Maxillen hinweisen. Bei den Maxillen haben wir statt Cardo und Stipes eine ebenfalls einheitliche Platte; diese trägt wohlentwickelte Palpen, Lobi interni und Lobi externi bei den meisten von mir untersuchten Arten, doch fehlen z. B. die Loben gänzlich bei *Campoplex*. Ebenso groß ist der Unterschied bei den Mandibeln; während sie meistens 2 gleich große Zähne tragen, finden wir bei *Ephialtes* noch die Anlage eines 3.; dagegen ist bei *Anomalon* von den 2 gewöhnlichen der äußere rudimentär.

Wenn auch die letzten Bemerkungen eigentlich nicht in diese Arbeit gehören, so habe ich sie hier doch gemacht, um zu zeigen, daß die Mundteile der Ichneumoniden eine gesonderte Bearbeitung nötig machen. Diese hoffe ich schon im nächsten Jahre vornehmen zu können. Bei den vorliegenden Untersuchungen fehlen noch einige Familien, wie die Chalcididen, Proctotrupiden u. a., die wegen ihrer Kleinheit einer anatomischen Zergliederung, wegen der Härte ihres Chitins dem Schneiden sehr große Schwierigkeiten entgegensetzen würden. Doch glaube ich, das beigebrachte Material ist genügend, um mit einiger Bestimmtheit behaupten zu können:

1) Das Labium der Hymenopteren ist durchaus nicht einheitlich gebaut; es lassen sich vielmehr, wie wir gesehen haben, verschiedene scharf voneinander gesonderte Typen erkennen. Ob jedesmal ein Labientypus auch auf eine engere Verwandtschaft der betreffenden Familien deutet, kann natürlich erst durch noch weitere vergleichend-anatomische und namentlich auch embryologische Untersuchungen klargelegt werden. Doch scheint mir eine solche Deutung viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da ja auch sonst bei der Systematik der Insekten den Mundgliedmaßen die größte Bedeutung beigelegt wird.

2) Die Hymenopteren haben ein Organ, das nach Lage und Beschaffenheit dem Hypopharynx der übrigen Insekten homolog ist und deshalb den Namen Hypopharynx verdient.

3) Dieser Hypopharynx wird bei den Hymenopteren nie rudimentär wie bei manchen anderen Insekten, z. B. den Coleopteren. Er ist vielmehr oft so kräftig entwickelt, daß er noch im stande ist, Kauorgane zu tragen.

4) Der Hypopharynx nimmt nie die Stelle der Zunge, Ligula oder Glossa ein. Beide Organe sind vielmehr mit Ausnahme der Ichneumoniden wohlentwickelt und ihrer Lage nach voneinander getrennt.

5) Wir scheinen es bei den Hymenopteren mit einer ziemlich ursprünglichen Insektenordnung zu tun zu haben, die sich sehr früh von dem gemeinsamen Stamm abgezweigt hat. Darauf weisen einmal die Zweiteilung am Labium der Pompiliden und an der Glossa der Wespen, was, wie wir gesehen haben, einer noch unvollkommenen Verwachsung des 2. Maxillenpaares entspricht. Zweitens deutet auf diesen ursprünglichen Zustand auch das Vorkommen von Kauorganen auf dem Hypopharynx; denn diese finden sich dort nur bei den niedrigsten Insekten, wie Thysanuren und Poduriden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- ANDRÉ, EDM., Espèces des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie, Selbstverlag, 1879.
- Les fournis, Paris, Hachette, 1885.
- BREITHAUP, PAUL FRZ., Ueber die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 52, Bd. I, Heft 1, p. 47—112. Inaug.-Diss. Leipzig, 1886.
- BRIANT, TRAVERS JAM., On the anatomy of the tongue of the Honey-Bee (worker). Linn. Soc. London, Zool., Vol. XVII, No. 103, p. 408—417.
- GENTHE, K. W., Die Mundwerkzeuge der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Geogr. u. Biol., Bd. X, Heft 4, p. 373—465, 466—471.
- HERTWIG, RICH., Lehrbuch der Zoologie, Jena, G. Fischer, 1903.
- HEYMONS, RICH., Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anhang zu d. Abhdlg. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, 1895.
- KADIĆ, OTTOKAR, Studien über das Labium der Coleopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVI (N. F. Bd. XXIX), Heft 1/2, p. 207—226, 227—228.
- KOHL, FRZ. FRDRCH., Die Gattungen der Sphegiden. Ann. d. k. k. Hofmuseums in Wien, Bd. XI, 1891, No. 3/4, p. 223—507, 508—516.
- KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin, Dümmler, 1893.
- PACKARD, S., Text-book of entomology.
- SCHIMENZ, Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen, nebst einem Anhang über das Riechorgan. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXXVIII, Heft 1, 1880.
- SMITH, JOHN B., Mouth parts of Insects. Trans. Amer. Philos. Soc., Vol. III, p. 175—188.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>b</i> Borsten der Kauladen.	<i>l</i> Längsfalte, durch Häutchen ( <i>h</i> ) verursacht.
<i>dr</i> Schmierdrüsen.	<i>lm</i> Längsmuskel.
<i>e</i> Epithel.	<i>M</i> Maxillae.
<i>f</i> Falte im Hypopharynx.	<i>m</i> Mentum.
<i>g</i> Glossa.	<i>p</i> Paraglossae.
<i>h</i> Häutchen zwischen den Kauladen.	<i>Pl</i> Palpi labiales.
<i>hyp</i> Hypopharynx.	<i>Pm</i> Palpi maxillares.
<i>hyp</i> <sub>1</sub> sein Stützgerüst.	<i>Po</i> Polster der Kauladen.
<i>hyp</i> <sub>2</sub> sein mittlerer Teil.	<i>qm</i> Quermuskel.
<i>hyp</i> <sub>3</sub> sein vorderer Teil.	<i>sm</i> Submentum.
<i>i</i> Erhöhung vor dem Hypopharynx auf der Glossa.	<i>sp</i> Speichelgang.
<i>k</i> Kauladen.	<i>z</i> Zähnelung des Chitins auf dem Hypopharynx.
	<i>Zk</i> Zellkerne.

### Tafel II.

Fig. 1—4. *Vespa germanica*.

Fig. 1. Ansicht des Hypopharynx von oben. Das Submentum der größeren Deutlichkeit halber fortgelassen.

Fig. 2. Querschnitt durch den Hypopharynx auf der Höhe der Linie *A B* in Fig. 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Hypopharynx in der Richtung der Linie *C D* in Fig. 2. Diese nicht ganz sagittale Richtung ist gewählt, um die Kauladen (*k*) der einen Seite und die Befestigung des Stützgerüsts (*hyp*<sub>1</sub>) der anderen Seite am Submentum (*sm*) zu zeigen.

Fig. 4. Stärker vergrößerter Längsschnitt durch das Polster der Kauladen.

Fig. 5 u. 6. *Apis mellifica*.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Hypopharynx.

Fig. 6. Stärker vergrößerter Längsschnitt durch das Kauladenpolster.

Fig. 7 u. 8. *Formica ligniperdus*.

Fig. 7. Anblick des Hypopharynx von oben.

Fig. 8. Seitliche Ansicht des Hypopharynx.

Fig. 9. *Macrophya rustica*, Ansicht des Hypopharynx von oben.

Fig. 10. *Sirex gigas*, Hypopharynx, von oben gesehen.

# Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System.

Von

A. A. W. Hubrecht in Utrecht.

---

Die schöne und gediegene Arbeit LANGS, welche unter dem Titel: „Beiträge zu einer Trophocöltheorie“ vor kurzem im 38. Bande dieser Zeitschrift erschienen ist, gibt mir Veranlassung, eine mit seinen Schlußfolgerungen sich nicht vertragende, aber dennoch zum Teil sich auf seine Beweisführung stützende Auffassung über die phylogenetischen Beziehungen zwischen Cölenteraten und Würmern der Oeffentlichkeit zu übergeben.

Indem ich die Hämocöltheorie zunächst außerhalb der Besprechung lassen möchte, wende ich mich in erster Linie zu LANGS erstem Hauptabschnitt, dessen Titel mit der ersten Hälfte der Ueberschrift dieses Artikels sich deckt.

Was wir von der Abstammung der Anneliden wissen, ist eben vorläufig nur rein Spekulatives. Nach LANG haben wir uns die Ahnenreihe folgenderweise vorzustellen: ein Urcölenterat, ein ctenophorenartiges Wesen, ein Plathelminth, eine tricladenartige Stammform, ein bereits metamer angelegtes, hirudineenähnliches Tier, ein Urannelid.

Auf p. 68—77 der LANGschen Abhandlung hat er diese Anschauung näher zu begründen gesucht und zu gleicher Zeit seine frühere Auffassung der Bedeutung der Darmdivertikel korrigiert, oder vielmehr die allmähliche Evolution seines eigenen Ideenanges skizziert. Ich begnüge mich damit, auf jene wichtigen Seiten hinzudeuten, wo die Verwandtschaft von Ctenophoren, Plathelminthen und Hirudineen in einer Weise besprochen wird, die ich in sehr vielen Details völlig theile. Ich muß aber zu gleicher Zeit schon jetzt die Grundverschiedenheit meiner eigenen Auffassung, wie ich sie bei meinen Vorlesungen den Studenten vor-

trage, hervorheben, indem ich jene Verwandtschaft als un-leugbar, die Reihenfolge aber als die umgekehrte betrachte.

Für mich stehen eben die Ctenophoren nicht am Anfang der Reihe, und sind sie nicht die Vermittlungsformen zwischen Cölenteraten und Würmern, sondern haben wir es bei den Ctenophoren mit Tieren zu tun, die als letzte Ausläufer einer Entwicklungsreihe zu betrachten sind, welche von den Ringelwürmern durch die Hirudineen zu den Plattwürmern führt. Von letzteren passen sich einige einer völlig pelagischen Lebensweise an und werden zu Ctenophoren, deren äußere Ähnlichkeit mit Medusen zu einer unberechtigten Zusammenstellung im System geführt hat.

Ich bin mir der Verpflichtung bewußt, diese scheinbar revolutionäre Auffassung näher zu begründen, und werde gleich dazu schreiten. Ich muß aber zuvor bemerken, daß die Beweisführung weder schwierig, noch in die Länge gezogen zu sein braucht und die Schlußfolgerung sozusagen in der Luft liegt, da ihre Elemente allenthalben in der zoologischen Literatur verbreitet sich vorfinden. Es handelt sich also nur darum, jenes wertvolle Tatsachenmaterial aneinander zu reihen und für weiter reichende spekulative Betrachtungen zu verwenden.

Als Einleitung möchte ich wieder LANG zitieren, wo er, auf p. 74 seiner erwähnten Arbeit, einem im Stillen gehegten Wunsch — zwischen Gedankenstrichen eingeklammert — Ausdruck gibt und schreibt: „Zunächst erscheint es mir nun aber wirklich aussichtslos, die Cölomsäcke auf Urdarmdivertikel niederer Metazoen zurückzuführen. . . . Aber im Geheimen nähere auch ich noch die Hoffnung, daß sich einst eine solche Aussicht eröffnen wird.“

Wer die dort vorangehenden Seiten bei LANG gelesen hat, der weiß diesen Stoßseufzer zu würdigen. Und wenn er gleich auf der folgenden Seite LANG sich zu der Gonocöl- anstatt zu der Darmdivertikeltheorie bekennen sieht, so fragt er sich, ob nicht eine auch LANG befriedigende Lösung noch mehr bei der Hand liegt, als es LANG selbst im Momente zu glauben geneigt ist.

Bereits in meiner in 1902 erschienenen Abhandlung über Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum* (Verh. Kon. Akad. d. Wetenschappen, Amsterdam, Bd. VIII, No. 6, 1902) habe ich auf Grund der bei der frühen Säugetierentwicklung sich abspielenden Vorgänge Stellung genommen mit Bezug auf die phylogenetische Herleitung der Chordaten aus cölenteratenartigen Verfahren (l. c. p. 69). Und habe speziell hervorzuheben versucht,

daß bei unseren bisherigen Spekulationen über die Phylogenese des Menschen und der Vertebraten noch viel zu sehr an eine mehr oder weniger lineäre Verwandtschaft uns bekannter Tiertypen gedacht wird, während ich darzutun versucht habe, daß die Primaten direkt zu den Protetrapoden, diese gleich mit cölenteratenartigen Wurmformen oder mit wurmförmigen Cölenteraten in Vergleich gebracht werden sollten, wodurch eine ganz erhebliche Abkürzung des Stammbaumes der lebenden Vertebraten zu erzielen wäre.

In diesen Gedankengang paßt es nun eben hinein, auch für die Ringelwürmer einen möglichst kurzen Weg zu jenen wurmförmigen Cölenteraten aufzusuchen. Und dabei ist mir der Weg, wie ihn LANG schildert und wie ich ihn oben (p. 151) rekapitulierte, viel zu lang und zu kompliziert und deshalb eben zu unwahrscheinlich.

Vielmehr kann ich mich damit einverstanden erklären, zunächst das heuristische Prinzip der Gonocöltheorie zu acceptieren und das gekammerte Cölom der Ringelwürmer als ein Produkt eines solchen Prozesses zu betrachten, infolgedessen durch Arbeitsteilung in den Blindsäcken des Cölenteratenenterons, ein Teil derselben der Schaffung von Geschlechtsstoffen anheimfiel, wobei zu gleicher Zeit ihre Abschnürung vom Enterocöl und somit ihre Selbständigkeit erfolgte.

Es würde eine freilebende anthozoenartige Stammform, gleich jener, welche ich für die Chordaten anzunehmen geneigt bin (l. c. p. 69), auch für ein hypothetisches Urannelid genügen, nur daß eben die Ausbildung eines Stomodaeums (und infolgedessen des Vorläufers einer Chorda) noch nicht eingesetzt zu haben brauchte, und wir somit auf noch primitivere freischwimmende hydrozoenartige Stammformen zurückgreifen können, deren Orientation im Wasser, ob medusenartig, ob anthozoenartig, zunächst noch in der Schwebe gelassen werden kann, obgleich eben diese Orientation für die weitere Lage des Zentralnervensystems in Bezug auf den Darm von wesentlicher Bedeutung geworden sein kann. Dennoch ist auf die Verhältnisse des Stomodaeums bei jenen Cölenteraten-Urformen wieder nicht zu viel Gewicht zu legen, weil gerade bei Plattwürmern und Ctenophoren ein sehr markiertes Stomodaeum eine bedeutende Rolle spielt.

Sobald LANG sich wird entschließen können, die hier skizzierte Ableitung der Anneliden aus Cölenteraten für wahrscheinlich zu halten, geht auch sein auf p. 152 zitierter Wunsch in Erfüllung. Nur wird er dann die Scheinbrücke, welche von den Cölenteraten

durch die Ctenophoren zu den Plathelminthen und von diesen zu den Ringelwürmern herüber zu führen scheint, verlassen haben müssen. Ihn dazu einzuladen, ist der Zweck folgender Auseinandersetzung.

Welches Gewicht haben wir zu legen auf die von alters her behauptete enge Verwandtschaft zwischen Ctenophoren und Cölenteraten, welches auf die Verwandtschaft erstgenannter mit Plathelminthen?

Die Verwandtschaftspunkte mit den Cölenteraten wurden vor einigen Jahren von G. C. BOURNE, als er den Artikel Ctenophoren zu RAY LANKESTERS Treatise on Zoology (1900) schrieb, folgendermaßen zusammengefaßt:

„1) das Vorkommen eines Gastrovaskulärsystems und die Abwesenheit eines separaten Cöloms;

2) die allgemeinen Form- und Bauverhältnisse des Körpers, deren radiäre Symmetrie sowie das Vorhandensein einer reichlichen Gallerte zwischen den primären Schichten Ektoderm und Entoderm;

3) die Anwesenheit von Tentakeln, die mit jenen der Medusen verglichen werden;

4) die Lage der Gonaden und die Ableitung der Sexualzellen aus dem Entoderm;

5) das Bestehen eines subepithelialen Nervenplexus;

6) die angenommene Homologie zwischen den Fadenzellen und den Nematocysten;

7) das Fehlen von Nephridien.“

Bei genauerer Betrachtung sind diese 7 Punkte von sehr zweifelhaftem Gewichte.

Punkt 1 und 5 würden auch für die Plathelminthen gelten.

Punkt 3 ist geradezu irreführend, da die Ctenophorententakeln mit jenen der Medusen keine Vergleichbarkeit darbieten, wohl aber mit jenen von Ctenoplane und Coeloplane, welche letztere genau so gestellte Tentakeln führen und nach dem Dafürhalten namhafter Forscher eine Brücke zwischen Ctenophoren und Plathelminthen darzustellen scheinen.

Punkt 6 ist von keinerlei Gewicht, da Nematocysten, die für Cölenteraten so charakteristisch sind, allerdings bei Ctenophoren (mit einer einzigen Ausnahme) fehlen, aber sowohl bei Mollusken (Aeolis), Plathelminthen (Stylochoplane), Nemertinen (Cerebratulus urticans) und sogar auf den Tentakeln von Coeloplane (ABBOT,



1902) angetroffen werden und somit als systematisches Kennzeichen an Bedeutung sehr zurücktreten.

Punkt 2 und 7 können viel dazu beitragen, die Ctenophoren eher als durchsichtig und pelagisch gewordene Plathelminthen aufzufassen, bei welcher Transformation eben Gallertenbildung und Nierenreduktion auch bei Mollusken, Würmern (Pelagonemertes) und Chordaten beobachtet wird.

HAECKEL hat 1879 eine engere Verbindung zwischen den Ctenophoren und den Cölenteraten zu knüpfen geglaubt, als er (Jen. Zeitschr., Bd. XIII, Suppl., p. 71) die *Ctenaria ctenophora* „als eine unmittelbare Uebergangsform von Gemmaria-ähnlichen Anthomedusen zu Cydippe-ähnlichen Ctenophoren“ auffaßte.

BOURNE (l. c. p. 13) bekämpft diese Ansicht und betrachtet die Aehnlichkeit zwischen *Ctenaria* und den Ctenophoren als eine ganz oberflächliche. Er sagt wörtlich: „Man vergleiche nur die 8 Nematocystenstreifen des einen mit den hochspezialisierten Flimmerrippen der anderen, um ihre wesentliche Verschiedenheit zu würdigen. . . Die Subumbrella kann weder in ihrer Entwicklungsweise noch in ihrem Verhältnisse beim erwachsenen Tier mit einem Stomodaeum verglichen werden. Es ist eine oberflächliche Aehnlichkeit vorhanden zwischen dem Gastrovaskulärsystem der beiden Formen; aber selbst wenn wir es dahingestellt sein lassen, daß es bei den Ctenophoren nichts dem Manubrium und den oralen Tentakeln Vergleichbares gibt, finden wir einen wesentlichen Unterschied darin, daß die Entodermmlamelle, in welcher die Radiärkanäle jener Anthomedusen ausgehöhlt sind, bei den Ctenophoren völlig fehlt. Auch gibt es in der letzten Gruppe keinen Ringkanal. Die Tentakel von *Ctenaria* sind von Entoderm ausgekleidet, ihre Muskulatur ist epithelial; die Tentakel der Ctenophoren haben einen soliden Achsenstrang von Muskelfasern, welche dem Mesoderm entstammen. Die subtentakulären Säcke von *Ctenaria* stimmen weder in ihrer Lage noch in ihren Beziehungen zu den Tentakeln irgendwie überein mit den Tentakelscheiden der Ctenophoren, während das Vorhandensein solcher Nesselsäcke sowie das Vorkommen nur eines einzigen Paares von perradialen Tentakeln ebenfalls bei anderen Medusen zu konstatieren ist, bei welchen keine oberflächlichen ctenophorenartigen Charaktere angetroffen werden. Das sogen. Infundibulum von *Ctenaria* entpuppt sich als eine Bruthöhle, welche jener der verwandten Eleutheria vergleichbar ist, und der Meduse fehlt irgendwelche Spur des aboralen Sinnesorganes, welches für die Ctenophoren so charak-

teristisch ist. Auch ist die Lagerung der Gonaden eine verschiedene in den beiden Formen. Das Gallertgewebe und die Muskeln der Ctenophora sind mesoblastisch, bei der Anthomeduse hingegen ektodermaler Herkunft. Wenn man außerdem noch im Auge behält, daß die Lokomotion der Ctenophora in erster Linie durch Flimmerapparate, jene der Medusen durch Muskelwirkung hervorgebracht wird, und daß die Symmetrie der einen Gruppe radial, die der anderen biradial ist, so muß man zugestehen, daß die medusoiden Affinitäten der Ctenophoren nicht haltbar sind.“

Wir brauchen dieser detaillierten Argumentation nichts Weiteres hinzuzufügen; werden uns nur noch bei anderen Autoren umsehen, wie sie zu dieser Frage Stellung genommen haben.

In SEDGWICKS Student's Textbook werden die Ctenophoren noch bei den Cölenteraten eingeschlossen, obschon gerade dieses Handbuch in anderen Hinsichten so logisch vorgeht und die Vermes in nicht weniger als 11 verschiedene Phyla auflöst. Wenn er dennoch unter den Cölenteraten 3 verschiedene Typen des Körperbaues unterscheidet (p. 100) und zur Beschreibung des Polypen- und Medusentypus vorschreitet, bricht er diese Reihenfolge bei dem dritten Typus, jenem der Ctenophoren, ab mit der Bemerkung (p. 120), daß die Beschreibung dieser Grundform „will be more conveniently dealt with under the description of the class“.

In R. HERTWIGS Lehrbuch der Zoologie wird die Frage überhaupt nicht ventiliert und das Bestehen einer Auffassung, welche Beziehungen (durch Ctenoplana und Coeloplana) zu den Turbellarien anerkennt, nur in ein paar Zeilen erwähnt.

Dennoch hat HERTWIG bereits vor vielen Jahren (Jenaische Zeitschr., Bd. XIV, 1880, p. 444) an der engen Verwandtschaft zwischen Cölenteraten und Ctenophoren zu rütteln gesucht, indem er an jener Stelle die von HAECKEL hervorgehobene, oben bereits besprochene Bedeutung von Ctenaria ctenophora anzweifelte. In jenem Aufsätze heißt es (p. 441): „Ich halte es überhaupt für ein verfehltes Streben, den Bau der Ctenophoren als eine weitere Ausbildung der bei den Hydroiden bestehenden Zustände darzustellen. . . . Hiermit soll keineswegs gesagt sein, daß ich . . . die Ctenophoren in die Nähe der Actinien bringe (p. 444). . . . Will man sich über die Descendenz der Ctenophoren Vorstellungen bilden, so scheint es mir geboten, auf sehr indifferente Urformen zurückzugreifen, bei denen vielleicht als einziges Merkmal des Cölenteratenstammes die Tendenz zur radialsymmetrischen Entwicklung der Körperteile gegeben war. . . . Die Ctenophoren [sind]

Organismen, welche sich von den übrigen Cölenteraten sehr weit entfernen“ (p. 445).

In KORSCHULT und HEIDERS Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte wird (p. 99) das Pro und das Contra jener Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Ctenophoren und Cölenteraten abgewogen. Es kommen sodann die gewissenhaften Autoren jenes Lehrbuches zu der Schlußfolgerung (p. 100): „Nach dem Gesagten müssen wir es als das Wahrscheinlichste bezeichnen, daß die Ctenophoren einen selbständigen Stamm des Tierreiches repräsentieren, welcher mit den Cnidaria (Coelenterata s. str.) nur an seiner Wurzel zusammenhängt und mit ihnen nur jene Ahnenformen gemeinsam hat, welche der Fortsetzung und Umwandlung in die Polypenform vorhergingen.“ Und weiter: „Die Annahme von Beziehungen [zur hypothetischen Ahnenform der Bilaterien ist] nicht völlig von der Hand zu weisen. Die übereinstimmende Lage des Centralnervensystems am vorderen Körperpole bei Ctenophoren und vielen Wurmlarven, die Anlage des Mesoderms als gesondertes Keimblatt, welches in der Form von 4 im Kreuz gestellten Mesodermstreifen sich anordnet, die hohe Entwicklung des Mesenchymgewebes scheinen für eine solche Annahme zu sprechen. . . . [Es] repräsentieren die Ctenophoren einen nach einseitiger Richtung selbständig ausgebildeten Seitenast des Stammbaumes, der wohl kaum zu einer direkten Weiterbildung hoher Tierformen die Grundlage abgab.“

Sodann kommen KORSCHULT und HEIDER zu der Besprechung von Coeloplana und Ctenoplana. Sie schreiben, logisch anschließend an die in den beiden letzten eben zitierten Zeilen niedergelegten Gedanken an die Uebereinstimmung jener beiden, sogenannten Zwischenformen nur die Bedeutung einer bloßen Analogie zu und betrachten Ctenoplana und Coeloplana einfach als aberrante kriechende Ctenophoren.

Und nun LANG selbst? Auf p. 72 seines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (1894) schreibt er: „Was die Ctenophoren anbetrifft, so erscheint ihre Abstammung von feststehenden Formen, wie überhaupt ihre Stellung innerhalb der Cnidarien sehr problematisch.“ Und weiter (p. 130): „Die Entwicklung der Ctenophoren steht in einem gewissen Gegensatz zu der aller anderen Cnidarien.“

Es leuchtet aus den vorhergehenden Seiten wohl ein, daß das Band, welches heutzutage die Ctenophoren und die Cölenteraten zusammenknüpft, an Festigkeit

bedeutend abgenommen hat, und daß es nur eines kräftigen Stoßes oder Zuges bedürfen würde, um es zur völligen Auflösung zu bringen <sup>1)</sup>).

Wir werden nun zu verfolgen haben, wie es andererseits steht mit den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Ctenophoren und Plathelminthen. Diese Verwandtschaftsbeziehungen fallen denjenigen, welcher sich mit der Entwicklungsgeschichte von Ctenophoren und Plathelminthen beschäftigt, gleich auf. Als SELENKA 1881 seine Abhandlung „Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien“ in die Oeffentlichkeit sandte und darin über die Entwicklungsgeschichte von Leptoplana, Eurylepta und Thysanozoon berichtete, fand er Veranlassung, im 3. Abschnitt die „verwandtschaftlichen Beziehungen der Planarien zu den Ctenophoren“ zu besprechen, und sagte p. 27: „Die Furchung und Keimblätteranlage der oben besprochenen Planarien zeigt eine große, jedoch nicht vollständige Uebereinstimmung mit der Organanlage bei den Ctenophoren.“ Er hebt (l. c. p. 28—30) 12 Punkte hervor, durch welche er dies begründet. Nebenbei bemerkt er, daß die charakteristische Sinneskapsel mit Otolithen am aboralem Pole der Ctenophoren (jetzt wohl allgemein als statisches Organ erkannt) bei manchen rhabdocölen Strudelwürmern vertreten ist durch ein aus dem Ektoderm abzuleitendes, in gleicher Weise gelagertes Sinnesbläschen mit Otolith. Und zum Schluß meint er (ganz abgesehen von Coeloplana und Ctenoplana, die damals noch nicht oder doch kaum bekannt waren) die These verteidigen zu können (p. 31), daß die marinen Planarien oder überhaupt die Turbellarien aus ctenophorenähnlichen Wesen hervorgegangen seien, indem letztere aus der schwimmenden in die kriechende Bewegung übergingen.

Gleichzeitig mit, aber unabhängig von SELENKA hat LANG nach dem Ursprung der Polycladen geforscht und in seiner großen Monographie (1884) die Hypothese der Verwandtschaft der Polycladen mit ctenophorenartigen Cölenteraten mit Nachdruck vertreten, obgleich er auf p. 665 einen ganzen Paragraphen den „Schwierigkeiten der Hypothese“ widmet. In seiner jüngsten Trophocöltheorie hat er neuerdings diese Verwandtschaft noch

---

1) Ganz vor kurzem (Zool. Anzeiger, Bd. XXVII, p. 223) wurde von DAWYDOFF eine neue, äußerst vereinfachte Rippenqualle beschrieben, welche meiner Ansicht nach keineswegs dazu beiträgt, um, wie es der Autor will, Cölenteraten und Ctenophoren in engeren Zusammenhang zu bringen.

näher hervorgehoben<sup>1)</sup> und eben, wie bereits oben (p. 151) gesagt wurde, die Anneliden durch Polycladen und Ctenophoren mit den Cölenteraten genetisch zu verbinden gesucht.

Wir werden zunächst jene zwei merkwürdigen Gattungen näher betrachten, welche als direkte Zwischenformen zwischen Ctenophoren und Polycladen angesehen worden sind, die bereits oben erwähnten Ctenoplana und Coeloplana, welchen auch von LANG in dieser Hinsicht großes Gewicht beigelegt wird.

Ctenoplana, 1886 von KOROTNEFF entdeckt, wird von G. C. BOURNE in seiner oben zitierten Ctenophorenbearbeitung mit vollem Rechte als kriechende Ctenophore letzterer Klasse beigerechnet. Ueber Coeloplana ist er mehr zurückhaltend, weil darüber damals nur noch die Angaben von KOWALEVSKY (1880) vorlagen. Da bei letzteren nicht mehr wie bei Ctenoplana die Flimmerrippen angetroffen werden, ist die Entfernung von dem normalen Ctenophorentypus unbedingt größer.

Dennoch kommt BOURNE zu der folgenden Schlußfolgerung (l. c. p. 18): „Beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse kann es nicht behauptet werden, daß die Existenz von Ctenoplana und Coeloplana irgend einen genügenden Beweis abgibt für die Verwandtschaft zwischen Plathelminthen und Ctenophoren, noch weniger von der Abstammung ersterer Gruppe aus letzterer. Das Neueste, was noch gesagt werden könne, wäre, daß Ctenoplana und Coeloplana in passender Weise andeuten, wie nun wohl die Polycladen sich möglicherweise aus einem ctenophorenartigen Stammvater hätten ableiten lassen. Indem wir uns aber weigern, der Ähnlichkeit von Ctenoplana zu den Polycladen viel Gewicht beizulegen, können wir andere Vergleichungspunkte zwischen den Ctenophoren und den Plattwürmern nicht ignorieren.“ Und dann fährt BOURNE fort, eine Aufzählung zu geben von zahlreichen Vergleichungspunkten, die oben bereits zum Teil erwähnt wurden.

In seiner Abneigung, um an Ctenoplana und Coeloplana eine ansteigende Bedeutung in der nach den Turbellarien hinführenden Richtung beizulegen, finden wir also BOURNE in gleicher Stimmung wie KORSCHULT und HEIDER. Die Meinung dieser drei so sehr berufenen Beurteiler werden wir weiter unten noch zu diskutieren haben, wenn wir diese Zwischenformen von der anderen, d. h. von

---

1) p. 69: „Die Theorie der Ctenophorenverwandtschaft der Turbellarien... hat ihren Weg gemacht... [sie] scheint mir doch in den Hauptpunkten durch die seitherigen Untersuchungen an Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben.“

Plathelminthen zu Ctenophoren führenden Richtung ins Auge fassen. Schon jetzt will ich darauf aufmerksam machen, daß WILLEY, der Gelegenheit fand, frische Ctenoplana auf seiner Reise bei Neu-Guinea zu erwischen, sich folgendermaßen (Quart. Journ., Vol. XXXIX, p. 337) äußert und damit bereits einen Schritt in der eben angedeuteten Richtung macht<sup>1)</sup>: „Daß die Planarien und besonders die Polycladen enge Affinitäten zu den Ctenophoren besitzen, ist außer Zweifel; es ist aber sehr fraglich, ob erstere sich von letzteren ableiten lassen. Die Meinung, daß die Polycladen sich von Ctenophoren herleiten ließen, erscheint doch als eine Umkehrung des natürlichen Sachverhaltes, wo doch immer die litorale Fauna sowohl der pelagischen wie der abyssalen Fauna den Ursprung gegeben haben muß.“ Diese und andere Betrachtungen bringen WILLEY dazu, Ctenoplana und Coeloplana weder als Ctenophoren noch als Planarien aufzufassen, sondern für sie eine neue Ordnung, jene der Archiplanoidea, zu schaffen, ein Verfahren, welchem ich, wie weiter auseinandergesetzt werden soll, mich nicht anschließen kann.

Noch später (Annotationes Zoologicae Japonenses, Vol. IV, Pt. IV, p. 103, 1902) ist über Coeloplana von ABBOTT Neues ans Licht gefördert worden, und seine Holzschnitte (auf p. 104) sind recht suggestiv für jeden, der sich eine Vorstellung machen möchte, wie ein kriechendes, litorales Turbellar sich auf dem Wege befindet, um sich pelagische Gewohnheiten anzueignen, indem es die Innenfläche des Wasserspiegels, wogegen es häufig aufgehängt erscheint, zum Kriechen benutzt.

1) Erst während der Korrektur dieses Aufsatzes bemerkte ich, daß auch sogar HAECKEL (Systematische Phylogenie der Wirbellosen, p. 177) bereits 1896 sich folgendermaßen geäußert hat: „Wenn wir . . . eine nahe Stammverwandschaft der Ctenophoren und Polycladen annehmen wollten, so folgt daraus noch keineswegs der Schluß, welchen alle Verteidiger daraus ziehen: die Abstammung der Turbellarien von Ctenophoren. Wir sind vielmehr der Ansicht, daß man dieses Verwandtschaftsverhältnis mit gleichem (oder besserem?) Rechte umkehren und daraufhin die Abstammung der Ctenophoren von Polycladen behaupten könnte. Die ersteren würden aus den letzteren durch Anpassung an pelagische Lebensweise entstanden sein und infolge dieser (seit Jahr-millionen!) diejenigen Eigentümlichkeiten erworben haben, welche sie mit anderen pelagischen Tieren (besonders Medusen!) teilen.“ Dennoch legt HAECKEL den Ähnlichkeiten zwischen Ctenophoren und Turbellarien keinen tieferen palingenetischen Wert bei, sondern läßt sie auf Konvergenz beruhen.

Dennoch wird es „found principally on encrusting algae“ und ist „littoral in its habits and apparently wholly unfitted for life on the open sea“ (l. c. p. 103).

Lassen wir nun die Frage nach der größeren oder geringeren Bedeutung dieser beiden Gattungen als tatsächliche Zwischenformen dahingestellt, so kann es nach dem Gesagten doch keinem Zweifel unterliegen, daß von vielen und recht berufenen Seiten an einer genetischen Verwandtschaft von Turbellarien und Cölenteraten nicht gezweifelt wird.

Es leuchtet aus dem Vorhergehenden also ein, daß im Laufe der Zeit die Verbindung zwischen Ctenophoren und Cölenteraten sich bedeutend gelockert, die Plathelminthen-Verwandtschaftsbeziehungen der ersteren sich hingegen näher präzisiert haben.

In zweiter Linie werden wir nun zu betrachten haben, wie es gelingt, die Plattwürmer als eine Stammgruppe zu betrachten, aus welcher sich durch hirudineenartige Zwischenformen allmählich die Borstenwürmer werden entwickelt haben können.

Auch da ist LANG bereits 1881 Pionier und Führer gewesen, wie z. B. in seiner Gunda-Arbeit. Später haben seine Ansichten sowie seine Argumentation gewisse Aenderungen erfahren, die er in seinen Beiträgen zur Trophocöltheorie (p. 68—77) ausführlich bespricht, und welche ich deswegen hier nicht aufs neue hervorheben werde. Er sagt zum Schluß: „Ich verzichte darauf, die Ableitung der metameren Annelidenorganisation von derjenigen der Turbellarien neuerdings in extenso zu begründen“, und tritt dann in Detailbesprechungen über das Darmsystem der Platoden, über die Ableitung des Articulatennervensystems, über das Nephridialsystem der Platoden und Anneliden, und endlich über Annelidenlarve und Annelid, welche alle dazu bestimmt sind, die Herleitung der Anneliden aus Plattwürmern näher begründen zu helfen. In letztgenanntem Abschnitt heißt es in Sperrdruck: „In dem Maße, wie sich ganz allmählich die Organisation der turbellarienähnlichen Vorfahren der Anneliden in die Annelidenorganisation verwandelte, in demselben Maße und im selben Schritt und Tritt nahm die Turbellarienlarve den Charakter der typischen Trochophora an.“

Es hat keinen Zweck, wo die Argumentation für oben stehende Annelidenphylogenese erst kürzlich von LANG so sorgsam, und zwar in dieser selben Zeitschrift, zusammengestellt worden ist, aufs neue eine Rekapitulation hier folgen zu lassen, wo ich bereits

oben mitteilte, daß ich es mir zur Aufgabe stellte, die Möglichkeit einer Ableitung in der entgegengesetzten Richtung zu prüfen, so daß die Plathelminthen und Ctenophoren dann nicht länger als Stammformen, sondern als modifizierte, in vieler Hinsicht einseitig degenerierte oder adaptierte Nachkömmlinge eines primitiveren Annelidentypus zu betrachten wären.

Indem ich jetzt dazu schreite, treffe ich als ersten Gegner auf meinem Wege LANG, nicht nur in seiner letzten Publikation, sondern bereits in seiner Polycladen-Monographie, wo er auf p. 674 einen speziellen Abschnitt „der Ansicht, daß die Plathelminthen durch Degeneration aus höheren, segmentierten Würmern hervorgegangen seien“, gewidmet hat. Ich hebe aus seiner 6 Quartseiten einnehmenden Darstellung folgenden Passus hervor, an welchen meine weitere Argumentation sich dann wird anschließen haben: „Nirgends begegnet man in der Entwicklungsgeschichte der freilebenden Plathelminthen einer vorübergehenden Entwicklung einer Leibeshöhle, nirgends einer vorübergehenden Afterbildung, nirgends finden wir Rudimente von Parapodien, Kiemen, Kiefern, nirgends zeigen sich im Laufe der Entwicklung Spuren einer früher vorhandenen Segmentation, nicht einmal mehrere Wimperringe bei Larvenformen, nirgends offene, intercelluläre Wimpertrichter, nirgends legt sich der Mund am Vorderende der Larve an und wandert sekundär nach hinten. Wir befinden uns in der Tat, wenigstens gegenwärtig, in der absoluten Unmöglichkeit, irgend welche Gründe für die Annahme einer Degeneration der freilebenden Plathelminthen aufzufinden.“

Es ist dies eine so scharf formulierte Meinungsäußerung, daß es verwegen meinerseits erscheinen mag, die entgegengesetzte Ansicht hegen zu wollen: wir sollen dabei aber nicht vergessen, daß seitdem 20 Jahre verflossen sind, und daß neben dem in diesem Zeitraum sich gehäuft habenden Material auch unsere phylogenetischen Spekulationen einen etwas modifizierten Charakter angenommen haben. Sagt doch eben auch LANG in seiner Trophocöltheorie (p. 69), daß die früheren Verwandtschaftstheorien „zu sehr ins Detail zu gehen geneigt waren“, und daß sich seine Gunda-theorie „zu eng und zu ängstlich an die Spezialfälle der Turbellarien- und Annelidenorganisation, die im Bau von Gunda und der Rüsselegel vorliegen [hielt]“.



Gleich darauf polemisiert er gegen die Auffassung von CALDWELL (Proc. R. Soc., 1882, No. 222), welcher dieser in einer Arbeit über Phoronis in folgenden Worten Ausdruck gab: „There is a presumption . . . that in fact Plathelminthes are degenerate Enterocoels.“

Wenn wir uns dazu anschicken die These zu verteidigen, daß die Plathelminthen dennoch degenerierte Anneliden seien, bei welchen das Cölom fast ganz geschwunden ist, während der Genitalapparat einen maximalen Grad der Verwicklung erlangte, so werden wir zunächst Wahrscheinlichkeitsgründe, sodann Tatsachen, welche der Entwicklungsgeschichte sowie der Anatomie entlehnt sind, ins Feld zu führen haben.

Letztere sind bereits zum größten Teil von LANG und vielen anderen ans Licht gefördert worden, in deren Publikationen zu wiederholten Malen die verschiedenen Verwandtschaftsbeziehungen von Plathelminthen mit Hirudineen und von letzteren mit Oligochäten und Polychäten betont worden sind. Letztere werden dann wieder bis zu den HATSCHESKschen Archianneliden (Polygordius und Protodrilus) zurückgeführt.

Bei der Frage, ob nun die Betrachtung jener Verwandtschaftsbeziehungen eine Reversion des Prozesses zulassen würde, ist also zunächst die Wahrscheinlichkeit ins Auge zu fassen.

Nun ist es für mich sehr fraglich, ob Tiere wie die Plathelminthen mit ihrer in den hermaphroditischen Individuen so stark hervortretenden Komplikation und Variation der weiblichen Geschlechtsdrüsen, Dotterstöcke, Schalendrüsen, Testes mit Ausführungsgängen, Cirrus und Penes, Ootype, Uterus, Spermatheca und eventuellen vitello-intestinalen resp. LAURERSchen Kanals wohl an die Basis des phylogenetischen Stammbaumes gehören. Ist nicht eben diese Komplikation eher ein Grund, sie weit von der Wurzel entfernt, inmitten der terminalen Ramifikationen zu stellen?

Die Schwierigkeit wird keineswegs beseitigt, wenn wir eine mehr streng metamer angeordnete Form, wie z. B. Gunda, ins Auge fassen, weil doch auch dort die nämliche Komplikation des Geschlechtsapparates uns entgegentritt.

Andererseits, wenn wir Bezug nehmen auf jene aberranten, aber zu gleicher Zeit archaischen Polychäten, wie Saccocirrus, Protodrilus und Polygordius (welche wir aber, wie es auch GOODRICH u. A. betonen, nicht in jene künstliche Abteilung der Archianneliden zu vereinigen geneigt sind, weil eben verschiedene der sogenannten primitiven Charaktere als sekundär zu betrachten sind),

so sehen wir doch gerade hier gewisse Eigentümlichkeiten ihrer späteren Plathelminthenabkömmlinge bereits vorgezeichnet. So mündet bei *Saccocirrus* ein Samenleiter auf einem zurückziehbaren cirrusartigen Vorsprung nach außen, und treffen wir eine damit zusammenhängende Samenblase an. Es braucht also die von mir im umgekehrten Sinne aufgefaßte Phylogenese der Plathelminthen nicht einmal eine so ungemein lange zu sein, via *Polychaeta*, *Oligochaeta* und *Hirudinea*, sondern es kann der Plathelminthentypus eine verhältnismäßig frühe Abweichung von der ursprünglichen, cölomaten Stammform darstellen, während im Laufe des Hervorbildungsprozesses jenes Typus die jetzigen Oligochäten und Hirudineen gleichfalls seitlich abzweigten.

Der am meisten zutreffende Grund, aus welchem wir jedoch die Degeneration der Plathelminthen befürworten können, scheint mir ihrer Ontogenese, und zwar ihren frühen Entwicklungsstadien, entlehnt werden zu können. Es ist gerade in der letzten Zeit, zunächst von seiten amerikanischer Forscher, ein neuer Weg gezeigt worden, welcher der ontogenetischen Forschung schöne Resultate verspricht. Es ist dies die von WILSON, CONKLIN, MEAD u. A. hauptsächlich an ganz durchsichtigen Eiern eingeleitete Feststellung der „cell-lineage“ der direkten Abstammung gewisser Gewebspartien und Organe aus bestimmten Mutterzellen, die selbst wieder in ganz bestimmter Reihenfolge aus der Eizelle ihren Ursprung nehmen. Für Anneliden und Mollusken, deren Trochophora- und Veligerlarven auch so wie so viele Vergleichungspunkte darboten, hat sich dabei eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung gezeigt. Auch die Hirudineen — obschon das gekammerte Cölom hier in den frühen Jugendstadien so ungemein viel deutlicher ist, als beim erwachsenen Individuum — lassen sich hier leicht anreihen.

Besonders kommt hier in Betracht die wichtige Frage nach dem Ursprung der paarigen Mesodermstreifen, in welchen alsbald das Cölom durch Spaltung hervortritt, und es stellt sich heraus, daß diese Streifen ihren Ursprung nehmen aus ein paar Mutterzellen, früher Urzellen oder Polzellen des Mesoderms genannt, welche in Anneliden und Mollusken die gleiche Vorgeschichte haben.

Es entsteht nämlich die ursprüngliche Mesodermzelle aus einer nämlich zur 4. Generation gehörenden Zelle, welche von der Zelle D des 4-zelligen Stadiums (wo die drei anderen als A—C bezeichnet werden) abstammt. Diese unpaare Mesodermzelle ge-

hört somit zu dem idealen 64-zelligen Stadium; sie liegt im zweiten Zellquartett, wenn man von dem vegetativen Pol ab zu zählen anfängt, und entsteht immer durch eine schief links gerichtete Teilungsebene. Die nächste Furche teilt diese Zelle immer in eine rechte und linke Mesodermzelle, und aus diesem Zellenpaare nehmen nun die paarigen Mesodermstreifen ihren Ursprung.

Wie steht es nun mit der Entwicklung der Plathelminthen resp. der Polycladen? Niemand weniger als LANG hat uns in seiner Neapeler Polycladen-Monographie eine ausführliche Schilderung gegeben von der Furchung und Entwicklung von *Discocoelis tigrina*. Er hat aber — auch wohl, weil diese Gattung nicht den idealen Anforderungen der Durchsichtigkeit entspricht, welche die Amerikaner mit Recht an die für die „cell-lineage“ verwendeten Formen stellen — keine ganz ununterbrochene Reihe (besonders zwischen dem 64-zelligen Stadium und dem Ende der Gastrulation) zu seiner Verfügung gehabt, und gerade in diese Zeit fallen die kritischen Stadien für das Mesoderm.

Hieraus erklärt sich die Möglichkeit, daß ein Forscher wie MEAD (*Journ. of Morph.*, Vol. XIII, 1897), der sich mit Meeresanneliden beschäftigte, eine andere Auffassung der LANGschen Tafel zu geben wagt, als es von LANG selbst geschieht. Während WILSON noch 1892 (*Journ. of Morphology*, Vol. VI, p. 439) LANGS Interpretation nicht anzweifelt, zugleich aber betont, daß wir bei den Polycladen „a cleavage very closely resembling the Annelid type“ finden, so geht MEAD bedeutend weiter, und werden wir seine Beweisführung mehr detailliert wiedergeben. Er sagt (l. c. p. 289): „Ich bin nicht überzeugt, daß die von LANG beschriebenen Zellen das Mesoderm entstehen lassen und ich halte es für möglich, daß das Mesoderm sich in ähnlicher Weise bildet, und zwar aus genau derselben Zelle wie in den Anneliden mit ungleicher Furchung. LANG bildet die Furchung ab bis zu ungefähr dem 64-zelligen Stadium. Zu dieser Zeit liegen die Zellen, welche nach seiner Beschreibung das Mesoderm liefern, auf der Oberfläche und breiten sich sogar etwas über das Entoderm aus“<sup>1)</sup>.

Um die genaue Zellabstammung festzulegen, ist eine eng zusammenschließende und ununterbrochene Wahrnehmungsreihe un-

---

1) Ähnlich gelagerte Zellen bei Anneliden werden zu dem Ektoderm der unteren Hemisphäre. WILSON und MEAD waren anfangs geneigt, hier an einen Beobachtungsfehler bei LANG zu denken. Weiter unten wird verzeichnet, wie WILSON an *Leptoplana* LANGS Resultate hingegen bestätigen konnte.

umgänglich notwendig. Die Stadien vom 64-zelligen bis zum Ende der Gastrulation sind selbstverständlich die kritischen Stadien für die Bestimmung des Ursprunges des Mesoderms. LANG erwähnt weder im Text, noch in den Tafeln irgend eine Wahrnehmung während dieser wichtigen Periode.

Zunächst werden uns jetzt jene Zellen in Discocoelis beschäftigen, welche in anderen Tieren mit dem nämlichen Furchungstypus regelmäßig die Mesodermstreifen entstehen lassen. LANGS Fig. 12, Taf. 35, des unteren Poles von Discocoelis stimmt in jeder wichtigen Beziehung genau überein mit dem idealen 32-zelligen Stadium von Anneliden und Mollusken mit inäqualer Furchung. Alle Zellen haben den nämlichen Ursprung und relative Lagerung und gehören zur selben Generation. Die 4 vegetativen Zellen sind verhältnismäßig groß und eine übertrifft die andere an Größe. Bei den Anneliden teilen sich nun diese 4 Zellen regelmäßig an der Oberfläche; die 8 daraus hervorgehenden Zellen gehören derselben Generation an und liegen in einer charakteristischen Lage, indem 4 davon an dem vegetativen Pol zusammenstoßen, die 4 anderen damit alternieren. Eine der letztgenannten, der Abkömmlinge der größeren Zelle (Quadrant D) ist immer die Mesodermzelle und liegt in der Mittellinie des zukünftigen Körpers, während die 7 anderen entodermal sind. In Nereis teilt sich nur die größere Zelle auf der Oberfläche, so daß das Entoderm nur 4 anstatt 7 Zellen zählt; eine Tatsache, welche die Bedeutung jener Teilung, welche die Mesodermzelle entstehen ließen, nur noch steigert. In allen jenen Formen, wo der Ursprung der Mesodermzelle bekannt ist, fängt sie gleich an, sich in einer ganz absonderlichen und charakteristischen Weise zu betragen. Sie teilt sich immer in 2 gleiche Zellen, von welchen eine rechts, die andere links von der Mittellinie zu liegen kommt. Die Zellen geben dem rechten, bezw. linken Mesodermstreifen den Ursprung.

Betrachtet man LANGS Abbildungen, sowie seinen Text im Lichte dieser Vergleichung, so wird die Uebereinstimmung von Discocoelis mit den anderen Formen eine bis in jedes Detail ganz vollständige; so vollständig, daß sie sogar überraschend genannt werden darf. Die 8 Zellen werden in ähnlicher Weise gebildet (Fig. 12—16). Die eine, welche der Mesodermzelle der anderen Tiere entspricht, teilt sich bilateral; die Teilungsprodukte liegen jede an einer Seite der Mittellinie (Fig. 17a, a<sup>2</sup>, Taf. 35, Textfig. 25, p. 340).

Da also in einer ausgedehnten Formenreihe die Mesodermzelle

den nämlichen Ursprung hat (dieselbe Generation und Lagerung) und sich gleich teilt in einer Weise, welche von jener aller anderen Zellen verschieden ist, und da außerdem eine Zelle in Discocoelis einen ganz ähnlichen Ursprung hat und ganz denselben Verlauf durchmacht, so glaube ich, daß sie in Discocoelis auch als die Mesodermzelle aufgefaßt werden muß.“

Zu dieser klaren Auseinandersetzung habe ich nur wenig hinzuzufügen. Kurz nachher hat auch EDM. B. WILSON (Annals New York Acad. of Sciences, Vol. XI, p. 13) die Vergleichbarkeit der Mikromerenquartette bei Anneliden, Mollusken und Polycladen besprochen. Er bezieht sich dabei nicht nur auf die von LANG gelieferten Daten, sondern veröffentlicht eigene ausführliche Untersuchungen über die „cell-lineage“ von Leptoplana. Durch diese wird in einleuchtendster Weise dargestellt:

1) daß bei Leptoplana das von LANG beschriebene und von MEAD mit den Mutterzellen der Mesoblaststreifen bei Anneliden und Mollusken, wohl mit gutem Recht, verglichene Zellenpaar ebenfalls auftritt;

2) daß außerdem bei Leptoplana 4 Zellen des 2. Quartetts als Mutterzellen des „larvalen Mesenchyms“ auftreten, die nach innen übersiedeln und, weiter sich teilend, das ganze Mesoblast von Leptoplana aus sich hervorgehen lassen;

3) daß auch bei Mollusken (Unio, Crepidula) und wahrscheinlich ebenfalls bei gewissen Anneliden (Aricia) neben den beiden symmetrischen Mesoblaststreifen ein mit der sub 2) erwähnten Bildung larvalen Mesenchyms identischer Prozeß stattfindet, und daß auch da eine Zelle des Ektoblastquartetts an der Bildung dieser Mesoblastzellen sich beteiligt;

4) daß also für Anneliden, Mollusken und Polycladen ein doppelter Ursprung des Mesoblastes als festgestellt betrachtet werden darf, welche Auffassungsweise stimmt mit derjenigen „einer Anzahl Morphologen, von welchen in erster Linie ED. MEYER zu erwähnen wäre (Biol. Centralblatt, Bd. X, 1890), daß der Mesoblaststreifen (Entomesoblast) der höheren Formen phylogenetisch verschiedenen Ursprungs gewesen sein mag von dem „larvalen Mesenchym“.“

Wenn wir einen Augenblick zurückkehren zu jenen Formen unter den Mollusken, wo nun eben dies larvale Mesenchym außerordentlich deutlich ist und der Bildung der Mesoblaststreifen vorangeht, so dürfen wir für die Gewinnung mehr allgemeiner Gesichtspunkte nicht aus den Augen verlieren, was CONKLIN in

seiner Embryologie der *Crepidula* (Journ. of Morphol., Vol. XIII, p. 151) schreibt: „Mesoblast wird also in jedem der 4 Quadranten gebildet. In A, B und C ist er von den Ektomeren des 2. Quartettes, in D von dem 4. Quartett hergeleitet. In allen Fällen ist die Hervorbildung von Mesoblast aus der Zelle 4<sup>d</sup> verbunden mit Verlängerung des Körpers und teloblastischem Wachstum, sogar bei solchen Tieren, wie Lamellibranchiata und Gastropoda, die wir sonst nicht allgemein als verlängerte Tiere zu betrachten gewohnt sind. In mehr primitiven Formen gibt es wahrscheinlich kein teloblastisches Wachstum, und so kann der Mesoblast in jedem Quadrant in gleicher Weise entstehen, wie es von den Polycladen und Ctenophoren gesagt wird.

Aus diesen Tatsachen darf wohl als wahrscheinlich gefolgert werden, daß der radiäre Ursprung des Mesoblastes ein primitiver Charakter ist, dagegen dessen bilateraler Ursprung ein sekundärer. Mit anderen Worten: es ist der larvale Mesoblast ein mehr ancestraler und es wäre passend, diesen als primären oder radialen Mesoblast dem sekundären oder bilateralen Mesoblast gegenüberzustellen, welch letzterer aus der Zelle 4<sup>d</sup> seinen Ursprung nimmt“<sup>1)</sup>.

Es besteht somit nach diesen wichtigen und lehrreichen Untersuchungen WILSONS für diejenigen, welche noch in den Plathelminthen die Stammformen der Anneliden (resp. Mollusken und Articulaten) sehen möchten, die, meiner Ansicht nach unüberwindliche Schwierigkeit, die beiden Mutterzellen 4<sup>d1</sup> und 4<sup>d2</sup> (die den Stammzellen der Mesoblaststreifen von Anneliden und Mollusken so vollständig entsprechen, bei Polycladen aber sekundär wieder inmitten der Entoblastzellen verschwinden) als erste Anfangsstadien in phylogenetischem Sinne zweier Mesoblaststreifen zu betrachten. Mir kommt das widersinnig vor. Auch möchte ich nicht mit MEAD glauben, daß dennoch diese

---

1) Ohne in Einzelheiten zu treten, möchte ich hier noch einmal hinweisen auf meine aus der Säugetierentwicklung deduzierten Folgerungen (l. c. p. 84), wo ich mich auf Grund der vorgefundenen Tatsachen jenen Forschern anschließe, welche auch bei Wirbeltieren einen doppelten Ursprung des Mesoblastes befürworten und wo ich, wie es auch der oben zitierte ED. MEYER im Biol. Centralblatt von 1890 tut, „ähnlich wie KLEINENBERG das gesamte Mesoderm nicht als eine einheitliche den beiden primären Keimblättern gleichwertige Bildung, sondern als einen Anlagenkomplex sehr verschiedener, einst ganz unabhängig voneinander entstehender Organe betrachte“.

beiden Zellen den Mesoblast von Discocoelis liefern, seitdem WILSON darüber bei *Leptoplana* Klärung gebracht hat. Aber wohl möchte ich hervorheben, daß die Schwierigkeit vollständig beseitigt wird, sobald wir diese beiden Zellen eher als den letzten Rest der hier rückgebildeten oder vielmehr allmählich verschollenen Mesoblaststreifen auffassen, die bei dem frühen Embryo noch auftreten, bei dem erwachsenen Tier aber nicht mehr vorliegen, da eben das „larvale Mesenchym“ es übernommen hat, das Parenchym jener Plattwürmer zu bilden.

Daß in vielen Fällen (von GRAFF, LANG) dennoch verzeichnet wird, daß die Geschlechtsorgane (bei Plattwürmern) aus dem Entoderm ihren Ursprung nehmen, könnte dann eben noch wohl auf Rechnung gestellt werden jener in das Entoderm wieder aufgenommenen archaischen Mutterzellen der Mesodermstreifen  $4d^1$  und  $4d^2$ .

Es würde eben allen Gesetzen der Erbllichkeit widerstreben, wenn wir, festhaltend an der Bedeutung der Polycladen als Mutterformen der Anneliden, das Auftreten der Zellen  $4d^1$  und  $4d^2$  so erklären wollten, daß wir hier eben die erste Grundlage der Mesodermstreifen vor uns hätten. Es würden dann die wichtigen Entwicklungsprodukte späteren Alters, die in diesen beiden Mutterzellen potentiell beisammen liegen, hier durch eine auf die Zukunft hinwirkende Kraft so und nicht anders zusammengelegt worden sein, um erst später bei Anneliden, Mollusken u. s. w. frei zu Tage zu treten. Denn weder von den Ctenophoren, noch von den niederen Cölenteraten könnten solche erbliche Tendenzen herühren, da bei ihnen von jenen Organbildungen, welche aus den Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen, noch nicht die Rede ist.

Es muß eben bei den uns unbekannten Annelidenstammformen, wie wir sie oben mit verlängerten, bilateral symmetrisch gewordenen, actinienartigen aber frei beweglichen Wesen zu vergleichen wagten, ein larvaler Wachstumsprozeß langsam hervorgetreten sein, welcher die in den Erwachsenen vorhandene Metamerie und Cölomabkammerung potentiell in gewissen Furchungszellen anhäufte. Von solchen Zellen sind die Zellen  $4d^1$  und  $4d^2$  der Polycladen der allerletzte Nachklang: bei Ctenophoren treten sie nicht mehr hervor, obgleich diese, eben in ihrer Ontogenese, doch auch noch die Verwandtschaft mit den Polycladen verraten.

Es scheinen mir also diese ontogenetischen Befunde in ganz zwingender Art dafür zu sprechen,

daß wir die Plathelminthen als die am weitesten degenerierten Cölomatenabkömmlinge zu betrachten haben. Es wird dadurch auch die viel umstrittene Strobilisationsfrage bei den Cestoden in natürlichere Bahnen gelenkt, wenn wir darin eine Wiederholung sehen dürfen von Wachstumsprozessen bei annelidenartig gegliederten Stammformen, dann aber auch den Scolex, wie es bereits viele Forscher tun, nicht mit dem vorderen, sondern mit dem hinteren Körperende der Ringelwürmer in Vergleich bringen und das komplizierte Nervensystem des Scolex nicht als Gehirn, sondern als an die Scolexbedürfnisse adaptierte Einrichtungen eines noch plexiformen Nervensystems auffassen.

Betrachten wir nun zum Schluß die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Tierkette: Polychäten, Oligochäten, Hirudineen, Plathelminthen, noch einmal flüchtig, indem wir hinab anstatt hinauf zu steigen als den richtigeren Modus operandi anzuerkennen uns genötigt gesehen, so fällt uns zunächst auf, daß die Oligochäten, unter Verlust von Parapodien und Verringerung der Chätenbildung, doch eine Einrichtung der Geschlechtsorgane zeigen, welche mehr oder weniger die Mitte hält zwischen der primitiveren Sachlage bei vielen Polychäten (wo wir es zunächst mit metameren Gonocölräumen und deren nach außen führenden Cölomostomen zu tun haben) und noch jener komplizierteren der Hirudineen.

Die von GOODRICH (Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. XXXVII, p. 477) so vortrefflich dargestellten Wechselverhältnisse der (ursprünglich ektodermalen, innen blind geschlossenen) Nephridialgänge zu dem Gonocöl und dessen Cölomostomen liegen bei Polychäten und Oligochäten in einer ausgedehnten Variationsreihe vor. Bei den Hirudineen wiederholen sich diese Verschiedenheiten: einige haben weite Trichter, durch welche das reduzierte Cölom mit den Nephridialgängen und der Außenwelt kommuniziert; wieder andere ein plexusartig sich ausbreitendes Netz nephridialer Gänge (Pontobdella), wie solches auch bei Oligochäten (Perichaeta, gewisse Cryptodrilidae u. s. w.) bekannt ist. Es möchte dies zu dem Nephridialsystem gewisser Polycladen (Gunda) herüberführen. Eine steigende Komplikation des hermaphroditischen Geschlechtsapparates geht damit Hand in Hand.

Auch in der sonstigen Einrichtung wird der indirekte Zusammenhang von Hirudineen und Oligochäten noch von den Tatsachen befürwortet. So z. B. das Vorkommen von Chaetae bei Acanthodrilus (während andererseits die Oligochätengattung Ana-



chaeta keine Borsten besitzt), die Uebereinstimmung von segmentalen Sinnesepithelstrecken, die embryonale Entwicklung und die Anlagen der Keim- und Mesoblaststreifen, welche von WHITMAN, WILSON, BERGH, BÜRGER u. A. im Detail verfolgt worden sind.

Da aber die meisten Oligochäten Landtiere geworden sind, hat sich die Trochophoralarve hier nicht erhalten: dennoch sind die Entwicklungsvorgänge streng homolog.

Sogar die ganz eigentümlichen Abweichungen, welche in der Physiologie der Befruchtung bei vielen Hirudineen konstatiert sind, finden sich auch bei Oligochäten und in noch weitaus ausgesprochenem Maße auch bei Plathelminthen wieder, indem die Einführung von Spermatozoiden nach der Art einer hypodermalen Einspritzung (entweder direkt oder unter Vermittelung eines Spermaphors) in sehr vielen Fällen konstatiert wurde.

In Vol. IV des Journal of Morphology erinnert uns WHITMAN daran, daß bei den Lumbriciden Spermatophoren bereits erkannt und beschrieben wurden von MÜLLER (1849), LEUCKART (1855) und HERING (1857), während wir FRAISSE (1879) und VEJDOVSKY (1884) Ausführliches verdanken. WHITMAN neigt zu der Ansicht, daß die Spermatophoren, welche meistens an den 27.—30. Somiten haften (während die weibliche Geschlechtsöffnung im 14. liegt), ihren Inhalt durch die Körperwand hindurch entleeren, wie das ausführlicher beschrieben worden ist für die Hirudineen. Für letztere haben WHITMAN selbst und von späteren Autoren KOWALEVSKY (Mém. de l'Acad. imp. des Sciences de St. Pétersbourg, Vol. XI, No. 1 et 10, 1901) uns alle gewünschten Details verschafft zum Verständnis der ganz unerwarteten und fast unglaublichen Vorgänge, welche der Befruchtung der Eier bei vielen von ihnen vorangehen.

VON LANG sind bei Plathelminthen ähnliche Vorgänge bei Thysanozoon, Leptoplana, Pseudoceros, Anonymus virilis etc. beschrieben worden in seiner Neapeler Turbellarien-Monographie, von HARMER bei Dinophilus, während es nach WHITMAN, der dabei auf die Beobachtungen SEDGWICKS fußt, sogar bei Peripatus für wahrscheinlich gehalten werden darf.

Wenn wir nun zum Schluß auch noch in Betracht ziehen, daß unter Polycladen bei Enantia und Acanthozoon chitinöse Stacheln gefunden werden, in welchen BENHAM in seiner Bearbeitung der Turbellaria, in RAY LANKESTERS Treatise on Zoology, Anklänge einerseits an die Chaetae der Oligochäten, andererseits an die Cuticula der Trematoden sieht, so spüren wir auch hier den roten

Faden, welcher von den chätopodenartigen Vorfahren zu den in vieler Hinsicht so sehr rückgebildeten Plathelminthen führt.

Es kann nicht Wunder nehmen, daß die oben angeführten Gründe, um die Anneliden nicht mit LANG aus den Plathelminthen herzuleiten, sondern letztere als modifizierte Abkömmlinge cölomatischer Stammformen zu betrachten, die große Frage nach dem Ursprung der Metamerie mit in die Diskussion bringt.

Daß die Ableitung der Annelidenmetamerie aus einer Pseudometamerie der Turbellarien mir nicht zusagt, wurde oben bereits betont, wo ich mich als Anhänger der SEDGWICKSchen Auffassung bekannte. Letztere wird von LANG in seiner ausgezeichneten und wertvollen Zusammenstellung<sup>1)</sup> und Diskussion der verschiedenen Theorien über den Ursprung der Metamerie (l. c. p. 3—68) mit seinen eigenen Ansichten von 1881 (Gunda-Arbeit) in Verbindung gebracht und darauf hingewiesen, daß LANG und SEDGWICK darin übereinstimmen, daß sie 1) das Cölom der höheren Tiere von Darmaussackungen niederer Tiere herleiteten (siehe darüber noch die oben p. 152 gegebene Hinweisung auf LANGS geänderte, aber doch noch nicht ganz eradizierte Ansichten!) und 2) die Metamerie der Articulaten aus der Cyklomerie der Cölenteraten entspringen lassen, wobei LANG an Ctenophoren, SEDGWICK an anthozoenartige Cölenteraten anknüpft.

Es ist klar, daß, wenn wir (wie oben annehmbar zu machen versucht wurde) die Ctenophoren nicht länger als Cölenteraten, sondern als pelagisch gewordene Wurmformen betrachten, die frühere LANGSche Vorstellung uns keine Auskunft geben kann, die SEDGWICKSche Theorie hingegen immer mehr an Bedeutung gewinnt.

Sie wurde bereits von ED. VAN BENEDEN auch für die Chordaten acceptiert und weitergeführt. Letzteres geschah allerdings vorläufig nur in einem mündlichen Vortrag, welchen er 1894 in der Oxfordter Versammlung der British Association hielt, und die Tatsache, daß er sie nicht schriftlich formuliert hat, erregt den Verdacht, daß er seitdem von dieser Auffassung zurückgeschreckt worden ist. Dieselbe wurde aber 1902 wieder von mir auf die Tagesordnung gebracht, als ich durch frühe Entwicklungs-

---

1) Die Vortrefflichkeit jener Zusammenstellung, auf welche ich den Leser dieser Zeitschrift dringend hinweise, enthebt mich der Verpflichtung, hier eine Wiederholung jener kritischen Besprechung zu geben.

prozesse der Säugetiere mit dem Problem des Ursprunges der Metamerie und der Chorda zusammengebracht wurde.

Oben (p. 153) habe ich bereits darauf Bezug genommen; hier möchte ich nun nur noch betonen, daß der SEDGWICKSchen Theorie ein bedeutender Vorschub geleistet wird, sobald es gelingt, mit ihr nicht nur die Articulaten-, sondern auch die Chordatenphylogenese besser zu verstehen.

Bedenken gegen die SEDGWICKSche Theorie werden von LANG (l. c. p. 61) u. A. auch darin gesucht, daß das ontogenetische Tatsachenmaterial jener Auffassung ungünstig ist, nach welcher die Leibeshöhle der Articulaten und Mollusken auf Urdarmdivertikel zurückzuführen sei. Es scheint dieser Einwand nicht schwer zu wiegen, wenn wir bedenken, daß dasselbe von den Vertebraten gesagt werden kann, andererseits die Herleitung der oben erwähnten Urmesodermzelle aus den Makromeren die Möglichkeit einer ursprünglich entodermalen Herkunft des sogen. Mesodermstreifen offen läßt.

Ferner weist LANG darauf hin — wie es bereits HATSCHKE (Lehrb. der Zool., p. 40) vor ihm getan hatte — daß bei den Actinien stets auch unpaare Tentakel und entsprechende unpaare Gastralaschen in der Richtung der Symmetrieebene selbst vorhanden sind, eine von SEDGWICK nicht berücksichtigte Tatsache.

Hiergegen läßt sich anführen, daß auch von unpaaren Gastralaschen die Rede ist bei Balanoglossus (nach BATESON). Ich möchte jedoch in diesem Aufsatz mich weder über Balanoglossus, noch auch über die Nemertinen äußern, da nach dieser Richtung unsere Vorstellungen noch nicht genügend gereift sind. Ferner sind unpaare Sinnesapparate in der vorderen Medianlinie ebenfalls nicht unbekannt bei den Coelomocoela. Ganz besonders möchte ich jedoch darauf hinweisen, daß sowohl bei Protodrilus als auch bei Saccocirrus von einem vorderen unpaaren Cölomraum die Rede ist, der in den beiden Fühlern sich fortsetzt (GOODRICH, Quart. Journ., Vol. XLIV, p. 424, Taf. 27, Fig. 1 u. 2; LANGERHANS, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV), und der eben eine solche von LANG verlangte vordere, mediane Cölomtasche entsprechen würde.

Auch ist der Gegensatz, der von verschiedenen Autoren mit Recht betont wird, zwischen Rumpf einerseits und Kopfsegment und Pygidium (vorderes und hinteres Terminalsegment) der Arti-

culaten andererseits eher mit der SEDGWICKSchen Vorstellung als mit irgend einer anderen Herleitung des metameren Baues in Einklang zu bringen und zwar durch Hinweis auf die soeben erwähnten unpaaren, die Hauptsymmetrieebene vorn und hinten abschließenden Abschnitte (Richtungsfächer) des vier- oder mehrstrahligen Actinozoenkörpers.

Die Neubildung von Fächern (resp. Metameren) hat sich bei der weiteren Ausbildung der Metamerie nicht allerwärts, sondern am hinteren Ende des bilateral symmetrischen Tierkörpers und zwar bei vielen nur während des embryonalen Lebens erhalten.

Fassen wir die VAN BENEDENSche Weiterführung der SEDGWICKSchen Theorie ins Auge, nach welcher das von der Mundscheibe in den Gastralraum herabhängende Stomodaeum als Vorläufer der Chorda dorsalis aufzufassen ist, neben und über welchen der Nervenring sich zu einem Rückenmark vereinigt, während unter ihm noch Zusammenhang zwischen der Spalte des Stomodaeums (resp. Chordahöhle) und den Gastralaschen (resp. Cölomtaschen) sich konstatieren läßt, so erhellt daraus, daß die Orientation im Wasser von dem Stammtiere, welches die Chordaten aus sich hervorgehen ließ, um  $180^\circ$  verschieden war von jenen nahe verwandten actinienartigen Stammformen der Articulaten, daß hingegen der Mund der Chordaten eine Neubildung gewesen sein muß.

Es ist in dem eben Angeführten die Phylogenese der großen Phyla metamer gebauter Coelomata auf gemeinschaftliche Ahnen durchgeführt. Und es ist weit leichter, die um  $180^\circ$  verschiedene Orientation zu verstehen, wenn es sich um noch recht niedere, primitive Organismen handelt, als wenn es galt, nach der früheren GEOFFROY ST. HILAIREschen Fassung — die später auch noch von anderen vertreten worden ist — die Vertebraten von einem um  $180^\circ$  gedrehten Anneliden herzuleiten, dessen Bewegungsart sich dermaßen abgeändert hatte, daß die Tiere „auf ihren ehemaligen Rücken“ zu laufen angefangen hatten.

Auch hier wird also die Phylogenese eine bedeutend abgekürzte. In einer früheren Publikation (Verh. Kon. Ak. Amsterdam, Bd. VIII, 1902, p. 53) habe ich versucht, auch die Embryonalhüllen, durch welche die amnioten Vertebraten umgeben sind, nicht so sehr aus Vorrichtungen bei der Anamnia herzuleiten, sondern die Möglichkeit ihrer Ableitung aus bereits bei wurmartigen Vorfahren vorhandenen Larvenhüllen offen zu lassen. Es wäre dann möglich, daß die Larvenhüllen der Säugetiere — welche lange Zeit hindurch fälschlich als weitere

Entwicklungsstadien von jenen der Reptilien und Vögel betrachtet worden sind (l. c. p. 61) — noch am direktesten einen Vergleich mit jenen der invertebraten Vorfahren zulassen würden.

In der oben besprochenen Zusammenstellung bilateral symmetrisch gebauter, cölomführender (resp. cölomverlustig gewordener) metamerer Tiere ist von wichtigen Phylen, wie jene der Nemertea, der Nematoidea, der Prosopygii, Chaetognatha, Polyzoa u. s. w. nicht oder doch kaum die Rede gewesen.

Es muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben, durch Herbeischaffung neuen Materiales an anatomischen und embryologischen Tatsachen die genaue Lokalisation jener Phyla innerhalb des Stammbaumes des Tierreiches festzustellen.

Wichtig ist, daß die zwei „Grade“, die von RAY LANKESTER in der Einleitung zu Part. II seines „Treatise on Zoology“, London 1900, unter den Enterozoa (alle Metazoa, nach Abzug der Spongien, LANKESTERS Parazoa) unterschieden werden, und welche er als Grad A: Enterocoela (mit den Phylen: Hydro-medusae, Scyphomedusae, Anthozoa und Ctenophora) und Grad B: Coelomocoela (mit allen den sonstigen Metazoenphyla) bezeichnet, eine noch mehr einschneidende Bedeutung gewinnen, sobald die „Platyelmia“ als noch weiter „cölomverlustige“ Tiere betrachtet werden, wie es die Mollusca und die Arthropoda unter den Appendiculata bereits sind. Dabei ist zu beachten, daß hier die Verdrängung des Cöloms nicht auf eine weitere Ausdehnung eines Hämocöls, sondern auf eine ungemein starke Entwicklung von Mesenchym zu setzen ist, dessen Ursprung, den Mesoblaststreifen gegenüber, oben (p. 166) diskutiert wurde. Auch weicht die LANKESTERSche Einteilung insoweit ab, daß er die Ctenophoren noch als Phylum der Enterocoela betrachtet, ich sie hingegen mit den Plathelminthen in demselben Phylum vereinigen möchte.

Inwieweit es nun bereits jetzt geboten ist, um die in LANKESTERS Coelomocoela zusammengebrachten Tierphylen weiter beisammen zu gruppieren und z. B. einen „Subgrad“ zu entwerfen, wo LANKESTERS Platyelmia, Appendiculata, Mollusca und Vertebrata zusammengebracht werden, will ich jetzt nicht zu entscheiden versuchen, da eben über die anderen kleineren Phylen noch nicht genügend geurteilt werden kann. Eine andere Frage ist, ob es geboten erscheint, unseren geänderten Ansichten mit Bezug auf den Platyelmia auch insoweit im System Ausdruck zu verleihen, daß wir, anstatt wie es RAY LANKESTER (l. c. p. 5) tut, die zwei Phylen

Platyelmia und Appendiculata (letztere mit den Subphylen Rotifera, Chaetopoda, Arthropoda) aufrecht zu erhalten, nicht besser tun, die Arthropoden als separates Phylum zu betrachten und nun Chaetopoda, Hirudinea, Platyelmia [Reptantes (= Turbellaria, Trematoda, Cestoda) und Natantes (= Ctenophora)] und Rotifera in ein eigenes Phylum zusammen zu bringen, wofür uns vielleicht der Name *Vermes* — wie abgeschliffen er auch sein möge und obgleich sowohl die Nemertinen wie die Nematoden vorläufig außerhalb dieses Phylums Platz finden — einem neu zu prägenden Phylumnamen vorzuziehen wäre.

Es ist nicht meine Absicht, hier auf die LANGSche Hämocöltheorie näher einzugehen. Es wird diese von vielen Seiten geprüft werden müssen. Persönlich gehen meine Sympathien noch eher in der Richtung jener Vorstellungen, nach welchen das Blutgefäßsystem ein kanalisiertes Blastocöl resp. Archicöl vorstellt, wie es von BÜTSCHLI (1883), HUB. LUDWIG (1882), ZIEGLER (1896) und auch früher bereits von mir selbst (1885, Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXVI, p. 442) befürwortet wurde.

Es liegt die Lösung dieses Problems wohl zum Teil verborgen in der noch unbekannten Ontogenese der Paläonemertinen und es wird ebenso noch abgewartet werden müssen, ob nicht ein glücklicher Fund uns bekannt machen wird mit Tierformen, durch welche die Nemertinen mit den oben erwähnten primitiven, actinienähnlichen Würmern in nähere Verbindung gebracht werden könnten.

Auch für die frühe Phylogenese der Nematoden fehlen uns noch Anhaltspunkte. Nur möchte ich hervorheben, daß mir der Versuch immer als ein verfehlter erschienen ist, die parasitischen Nematoden sich hervorgegangen zu denken aus den frei im süßen Wasser, im Meere und in der Erde lebenden.

Letztere sind alle viel zu einförmig, als daß es sich hier um eine archaische Stammform handeln könnte. Somit halte ich die Nematoden als Phylum eben nur so erklärbar, daß man die parasitischen als die primitiven, die freilebenden als die davon abgeleiteten, sekundär an eine freie Existenz sich adaptiert habende Parasiten auffaßt.

Woher die parasitischen Nematoden stammen, bleibt vorläufig noch eine ungelöste Frage.

# Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR. nebst einigen biologischen Bemerkungen.

Von

**Marie Daiber.**

Hierzu Tafel III und IV.

---

Gegenstand der vorliegenden Untersuchung ist in erster Linie eine zur Familie der Phasmiden gehörende Art, *Bacillus rossii* FABR. Diese Form ist in biologischer Hinsicht interessant durch die Fähigkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung. Es darf wohl ohne weiteres angenommen werden, daß an irgend einem Punkt der parthenogenetische Entwicklungsgang durch das Auftreten einer zweigeschlechtlichen Generation unterbrochen werde. Eine solche zu beobachten, ist mir bis jetzt nicht gelungen, doch hoffe ich, dieses Ziel noch zu erreichen. Die Entwicklung verläuft, zumal während der kalten Jahreszeit, recht langsam. Von den ersten Larven, welche ich im Herbst 1901 erhielt, besitze ich eine Enkelgeneration, welche zur Zeit noch nicht erwachsen ist. — Ich möchte zunächst einige biologische Beobachtungen erwähnen und sodann, nach einer kurzen Schilderung der anatomischen Verhältnisse des Genitalapparates, die histologischen Befunde mitteilen. Dabei kommen besonders drei Punkte in Betracht: die Bedeutung des Endfadens, die Herkunft der Follikelzellen und das Vorkommen von Amitose im Epithel der Eizellen.

Im Laufe der mikroskopischen Untersuchung stellte es sich als wünschenswert heraus, verwandte Formen zum Vergleich heranzuziehen. Es wurden verschiedene Acridier, Locustiden und Grylliden hierzu verwendet.

## Zur Biologie von *Bacillus rossii* FABR.

Was das Vorkommen von Parthenogenese bei Phasmiden anbetrifft, so muß die erste Kenntnis hiervon wahrscheinlich den Eingeborenen von Java zugeschrieben werden, welche behaupten,

daß bei diesen Insekten keine Begattung stattfindet. Die erste bewußte Beobachtung über die Vermehrung dieser eigentümlichen Orthopterenfamilie machte ein deutscher Kaufmann, der nach einem Bericht von v. BRUNN (1897) eine Larve der auf Java lebenden Art, *Eurycnema herculeana* CHARP., vom Auskriechen aus dem erbsengroßen Ei an auf Lebenszeit isolierte und von dem erwachsenen Tier Eier erhielt, aus welchen nach 9 Monaten wiederum Larven auskrochen und zu 20 cm langen Imagines heranwuchsen. Seither sind bei allen Phasmiden, welche mit Erfolg gezüchtet wurden, parthenogenetische Gelege konstatiert worden. Bezüglich des *Bacillus gallicus* CHARP. hat DOMINIQUE (1896) die erste Mitteilung gemacht. Bald darauf sprach KRAUSS (1897), ohne die Veröffentlichung DOMINIQUEs zu kennen, die Vermutung aus, daß bei *Bacillus rossii* Parthenogenese vorliege, und nach v. BRUNN berichtet BOLIVAR, daß der französische Entomologe PANTEL von *Leptynia hispanica* BOL. auf parthenogenetischem Wege Eier erhalten habe, ebenso von der Varietät „occidentalis“ des *Bacillus gallicus* CHARP.

Es ist von Interesse, was über das Geschlecht dieser parthenogenetischen Generationen berichtet wird. In allen Fällen, in welchen das weitere Schicksal der aus parthenogenetischen Eiern gezüchteten Larven beobachtet wurde, ergab sich ohne Ausnahme „Thelytokie“, und man könnte sich fragen, ob dies ausschließliche Auftreten des weiblichen Geschlechtes mit der ausbleibenden Befruchtung zusammenhängt. Dies brauchte deshalb nicht ohne weiteres angenommen zu werden, weil bei *Bacillus gallicus* und *Bacillus rossii* sowohl als auch bei *Eurycnema herculeana* die Männchen außerordentlich selten sind. Allein DE SINÉTY (1901) untersuchte *Leptynea attenuata* PANT., „chez laquelle les mâles sont très nombreux“, und hat aus parthenogenetischen Eiern ebenfalls nur Weibchen erhalten, während er über 60 Proz. männliche Larven erzielte, wenn es sich um Eier handelte, welche im Freien gesammelt, also bei dieser Art wohl sicher befruchtet waren. Interessant wäre es, bei einer solchen Art, welche beide Geschlechter in gleicher Häufigkeit aufweist, zu untersuchen, ob bei stattgehabter Begattung diejenigen Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen, auch wirklich befruchtet werden. Zum mindesten ist bekannt, daß bei *Apis mellifica* trotz enormen Sperma-vorrates das eine Geschlecht, in diesem Falle das männliche, unter allen Umständen aus unbefruchteten Eiern hervorgeht. Eine Feststellung dieser Tatsache war hier möglich, weil das künftige Geschlecht



durch die verschiedene Größe der Wohnzellen gekennzeichnet ist. Eine diesbezügliche Untersuchung bei Phasmiden wäre denkbar, wenn etwa bei einer Gattung Dimorphismus der Eier vorläge. Bis jetzt scheinen jedoch über diesen Punkt keinerlei Angaben gemacht worden zu sein.

Wie schon erwähnt, erhielt ich im Herbst 1901 die ersten Larven von *Bacillus rossii*<sup>1)</sup>. Die ungefähr 2 cm langen Tiere wurden mit Rubusarten gefüttert, häuteten sich in verschiedenen großen Intervallen mehrmals, erreichten eine Länge von 15–19 cm und begannen im Mai 1902 Eier zu legen. Die Eiablage erstreckte sich auf ca. 12 Wochen, wobei im großen ganzen eine Abnahme in der Zahl der Eier von Woche zu Woche zu bemerken war. Die anatomische Untersuchung der hierauf offenbar an Erschöpfung zu Grunde gegangenen Tiere ergab in allen Fällen, daß noch eine Menge von Eiern in allen Stadien der Entwicklung in den Ovarien vorhanden waren. Die Eier wurden zum Teil im Warmhaus bei einer Temperatur von 26–30° untergebracht, zum Teil in gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten und in beiden Fällen durch wöchentlich wiederholtes Bespritzen vor dem Austrocknen bewahrt. Die höhere Temperatur, welcher die erstere Gruppe durch mehrere Monate hindurch ausgesetzt war, schien jedoch keinen fördernden Einfluß auf die Entwicklung zu haben. Das Ausschlüpfen begann bei den kühler gehaltenen Eiern sogar im Gegenteil einige Tage früher, in beiden Abteilungen etwa 3 Monate nach der Eiablage. Das Ausschlüpfen der durchschnittlich 10–11 mm langen, „smaragdgrünen“ Larven erstreckte sich über 2 Monate. Ein Teil der Eier jedoch lieferte erst im folgenden Jahre junge Larven, zu einer Zeit, da ihre Geschwister längst ihren Entwicklungsgang beendet hatten und unter den von ihnen hinterlassenen Eiern das Ausschlüpfen einer neuen Generation bereits seinen Anfang genommen hatte. Also schon innerhalb des Eies erweist sich das Tempo der Entwicklung als ein bei den einzelnen Individuen höchst verschiedenes. Ebenso kann bei den heranwachsenden Larven beobachtet werden, daß nach Verlauf von einigen Monaten unter äußerlich absolut gleichen Bedingungen, einzelne Exemplare von anderen gleichalterigen Individuen an Länge um das Doppelte

---

1) Diese Larven verdanke ich Herrn Professor STANDFUSS-Zürich. Später wurden mir durch Herrn ROEPKE-Zürich, sowie durch Herrn S. P. VODOZ-Cannes Eier und junge Larven in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt.

übertroffen werden. Nach einer mündlichen Mitteilung, welche ich Herrn Professor LANG verdanke, läßt sich bei Schnecken beobachten, daß die Tiere ein und desselben Geleges in der Entwicklung sehr verschieden voranschreiten, so daß einzelne derselben nach einer gewissen Zeit 60mal weniger wogen als ihre Genossen gleichen Alters. Während hier in der stets angestrebten Vermeidung von Inzucht die biologische Erklärung dieser Erscheinung gefunden werden kann, mag vielleicht bei den parthenogenetisch sich fortpflanzenden Phasmiden die Sicherung genügender Nahrung der Vorteil sein, welcher durch dies ungleichzeitige Ausschlüpfen und Auswachsen der Larven angestrebt wird. Außerdem kommt natürlich die individuelle Verschiedenheit in Betracht, welche so wie so bei Formen mit allmählicher Metamorphose besonders groß zu sein pflegt.

Beim Ausschlüpfen der Larven bestätigte sich die von DE SINÉTY (1900) gemachte Angabe, daß es durchaus nicht die zuerst gelegten, also ältesten Eier sind, welche zuerst zum Ausschlüpfen gelangen, sondern daß im Gegenteil häufig die am frühesten gelegten Eier sich am spätesten entwickeln.

Daß die Tiere zu Grunde gingen, ehe sämtliche Eier abgelegt waren, kann natürlich mit den veränderten Lebensbedingungen in der Gefangenschaft in Zusammenhang gebracht werden, könnte aber auch eine Folge der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise sein. NUSSBAUM (1899) hat mit *Bombyx mori* experimentiert und sämtliche verwendete Weibchen nach dem Absterben anatomisch untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß bei parthenogenetischer Eiablage stets noch Eier in den Ovarien vorhanden, bei stattgehabter Befruchtung dagegen die Ovarien in allen Fällen vollkommen leer waren.

Die Zahl der von einem Individuum abgelegten Eier — ca. 200 — muß als eine relativ geringe bezeichnet werden. Daß dieselbe in der freien Natur sich steigert, ist wohl anzunehmen, da dort nur die kräftigsten Individuen überhaupt bis zur Eiablage gelangen werden.

Was das Auftreten der grünen oder braunen Färbung anbetrifft, so ist dieselbe bei *Bacillus* scheinbar unabhängig von der Umgebung. Oft tritt der Umschlag von Grün in Braun ganz plötzlich auf, ohne wahrnehmbare Ursache, auch ohne daß z. B. unmittelbar vorher eine Häutung stattgefunden hätte. Die Abstammung von grünen oder braunen Imagines scheint dabei ebenfalls keine Rolle zu spielen. Ich isolierte die Eier eines Exem-

plares, welches bis zuletzt durch ein besonders intensives Grün sich ausgezeichnet hatte. Die ausschlüpfenden Larven waren — wie immer — grün, nahmen jedoch, zum Teil sehr früh, schon zwischen der ersten und zweiten Häutung die braune Färbung an. Auch der Aufenthalt der Tiere in Holzkästen, an deren brauner Wand sie sich mit Vorliebe aufzuhalten pflegten, ließ keinen wahrnehmbaren Einfluß auf die Färbung konstatieren. Ein Teil der Tiere behielt bis zuletzt die grüne Farbe, während umgekehrt andere, die von Anfang an auf der grünen Futterpflanze sich aufgehalten hatten — eine darum gespannte Drahtgaze kommt für die Farbe wohl nicht in Betracht — die braune Farbe des Holzes zeigten.

Die einzelnen Phasmenarten scheinen sich übrigens hierin verschieden zu verhalten, wie aus den von DE SINÉTY (1901) mitgeteilten Experimenten hervorgeht. Danach reagierte z. B. *Dixippus morosus* nach Verlauf von wenigen Tagen auf veränderte Umgebung, während andererseits *Leptynia attenuata* beim Aufziehen im Dunkeln absolut keine Modifikation in der sie charakterisierenden Färbung aufwies.

Die Zahl der Häutungen von *Bacillus rossii* versuchte ich an Tieren festzustellen, welche zu diesem Zweck von Anfang an isoliert aufgezogen wurden. Sie ist deshalb nicht leicht mit absoluter Sicherheit anzugeben, weil die Häutungen unter Umständen des Nachts vor sich gehen, und die abgestreiften Exuvien von den frisch ausgeschlüpften Larven häufig sofort verzehrt werden. Nach meinen Beobachtungen an *Bacillus* sind die Zeiträume zwischen den einzelnen Häutungen nach äußeren Einflüssen, wie Jahreszeit, Temperatur, Nahrung u. s. w., außerordentlich variabel. Für *Bacillus rossii* wurde die Zahl der Häutungen von KHEIL (1900) und übereinstimmend damit von GODELMANN (1901) auf 5 angegeben. Zugleich gibt letzterer in Bestätigung einer von PAGENSTECHER gemachten Angabe 10—14 Tage als normales Intervall zwischen den aufeinander folgenden Häutungen an. Ich habe bei isolierten Individuen 5 kontrollierte Häutungen notiert, und zwar in Intervallen von beispielsweise 90, 20, 52 und 23 Tagen. Da aus den angeführten Gründen mit Leichtigkeit eine Häutung übersehen werden kann, möchte ich diese Zahl von 5 Häutungen als Minimum bezeichnen.

Im Sommer 1903 erzielte ich, wie schon erwähnt, eine zweite parthenogenetische Generation. Dies scheint bei europäischen Arten bisher nicht in befriedigender Weise erreicht worden zu sein. Wenigstens berichtet DOMINIQUE (1897) von der nahe verwandten,

vielleicht nur eine lokale Varietät darstellenden Art, *Bacillus gallicus* CHARP., daß MM. PIEL DE CHURCHVILLE eine zweite parthenogenetische Generation erhalten haben, daß jedoch von 2500 Eiern nur 6 Larven lieferten und diese mit allen Anzeichen verminderter Vitalität. Im Gegensatz dazu muß ich betonen, daß die Individuen der obigen zweiten parthenogenetischen Generation sich in keiner Weise unvorteilhaft von solchen unterscheiden, welche erst seit kurzem in Gefangenschaft sich befinden. Auch das Ausschlüpfen der betreffenden Larven verlief durchaus normal. Die Tiere stehen zur Zeit zum Teil vor der vierten Häutung, und der Hoffnung auf eine dritte parthenogenetische Generation steht nichts im Wege. Selbstverständlich ist über die absolute Zahl der im Laufe der Entwicklung vorkommenden parthenogenetischen Generationen in keinem Fall etwas Sicheres ausgesagt. Die aus dem Freien zur Zucht gewählten Exemplare werden natürlich noch nicht als parthenogenetische Generation gerechnet. Sie können aber in Wirklichkeit sehr wohl eine parthenogenetische, vielleicht nicht einmal die erste parthenogenetische Generation vorstellen. Denn übereinstimmend sind die Berichte über die ganz außerordentliche Seltenheit der Männchen. Die Frage nach der Zahl der möglichen eingeschlechtlichen Generationen ist schwer zu entscheiden. Das Fehlen von Sperma im Receptaculum seminis, bei nachträglich vorgenommener Sektion des Muttertieres, kann nicht als Beweis für ausnahmslos unbefruchtete Eier gelten, da bekanntlich z. B. bei *Apis mellifica* häufig das Sperma nicht für alle Eier ausreicht und alte Königinnen infolgedessen nur noch Drohnen-eier zu legen im stande sind. Diese sind nachgewiesenermaßen immer unbefruchtet. Um die Frage sicher zu beantworten, müßte man von einer nicht parthenogenetischen Generation ausgehen, etwa durch glücklichen Zufall eine Begattung beobachten und die Nachkommen des betreffenden Weibchens isoliert aufziehen. Und selbst dann noch würden die Resultate nur für die immer mehr oder weniger unnatürlichen Lebensbedingungen in der Gefangenschaft Geltung haben. — Männliche Individuen sind bei meinen Zuchten niemals aufgetreten. Das Material stammte aus Südfrankreich. HEYMONS (1897) dagegen, welcher zu einer zum Teil entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung Eier von *Bacillus* verwendete, gibt an, daß die aus den Eiern ausschöpfenden Larven größtenteils weiblichen Geschlechtes waren. Das Verhältnis war ungefähr ein derartiges, „daß auf je 20—25 weibliche Individuen ein männliches kam“. HEYMONS fügt hinzu, das von ihm untersuchte

Material sei wohl nicht groß genug gewesen, um zu beweisen, daß dieses Zahlenverhältnis das allgemein gültige sei. Von Parthenogenese ist in der betreffenden Abhandlung nicht die Rede. Es ist also wohl möglich, daß es sich um jeweilen aus der freien Natur gesammelte Eier handelt, welche unter Umständen nicht sämtlich parthenogenetischen Ursprunges waren. Das Material wurde aus Dalmatien bezogen. Es wäre daher vielleicht auch die Vermutung nicht unberechtigt, daß ein und dieselbe Art je nach dem Wohngebiet in Bezug auf die Fortpflanzungsweise sich verschieden verhalten kann.

### **Makroskopische Anatomie des Genitalapparates.**

Entfernt man bei einer Imago von *Bacillus rossii* das Integument der Rückenseite, so findet man fast in seinem ganzen Verlauf den Darm überdeckt von den mächtig entwickelten Ovarialröhren, welche jederseits von den lateral verlaufenden Ovidukten aus gegen die dorsale Mittellinie und zugleich schief nach vorn konvergieren und zum Unterschied von anderen Orthopteren einer gemeinsamen Hülle entbehren. Die streng symmetrische Anordnung, wie sie das Ovarium der Larve zeigt, ist infolge der entwickelten, gleichsam in Ueberfülle vorhandenen Eier mehr oder weniger verwischt. Wie bei der Mehrzahl der Insekten liegen die einzelnen Eier in dünnen, häutigen Röhren und bilden „Eierstränge“. Es läßt sich bei *Bacillus* eine durch die äußere Form hervortretende sog. „Endkammer“ zwischen dem Endfaden und den Eikammern nicht unterscheiden. Die einzelnen Endfäden setzen sich weit nach vorn fort und fließen zu einem Ligament zusammen, welches parallel dem Herzen verläuft und auf eine größere oder geringere Strecke seines Verlaufes, namentlich aber vorn, Anschluß an das Perikardialgewebe gewinnt. Schon JOH. MÜLLER (1825) hatte diesen Zusammenhang von Herz und Ovarien bei Phasmiden (speziell bei *Phasma ferula*) beobachtet, allerdings in dem Sinne, daß er annahm, jede einzelne Eiröhre dringe mit ihrem Endfaden in das Lumen des Rückengefäßes ein zum Zweck direkter Ernährung. Er hielt den Endfaden für ein Gefäß, durch welches direkte Blutverbindung zwischen Herz und Ovar vermittelt werden sollte. Das durch Vereinigung der einzelnen Endfäden zustande kommende Ligament ist bei ihm nicht erwähnt. Mit ihrem distalen Ende münden die Eiröhren in die rechts und links in

den Seitenlinien des Körpers verlaufenden Ovidukte, und zwar in der Art, daß ihnen jeweilen vom Ovidukt eine kleine Ausstülpung entgegenkommt, gleichsam ein stützender Stiel, dem die Basis des ältesten Eies aufsitzt. Die Ovidukte setzen sich über die letzte Eiröhreninsertion hinaus nach vorn fort, ziehen im 2. Abdominalsegment mehr oder weniger unter den Darm und erscheinen, zwischen Tracheen und Fettkörper sich verlierend, am ventralen Vorderende des 2. Segmentes angeheftet. Ebenso treten am hinteren Ende, im 6. Segment, die Ovidukte unter den Darm. Sie vereinigen sich zu einer unpaaren Vagina, welche unter dem letzten der 7 Abdominalganglien verläuft und im 8. Segment ventral nach außen mündet. Während bei manchen Insekten die Geschlechtsunterschiede erst nach mehreren Häutungen hervortreten, so ist bei *Bacillus* schon an frisch ausgeschlüpften Larven der Genitalapparat bezüglich Eiröhren, Eier und Endfaden deutlich kenntlich, und bei ganz jungen Larven finden sich entsprechende Verhältnisse wie beim erwachsenen Insekt. Nach dem Abpräparieren des mächtig entwickelten Fettkörpers sowie der alle Organe umspinnenden Tracheen sieht man auch hier von den Seitenlinien des Körpers aus die Ovarialröhren schief nach vorn gerichtet, mehr oder weniger spangenförmig den Darm umfassen. Selbstverständlich sind hier die Abstände der einzelnen Eiröhren sehr deutlich wahrzunehmen (Fig. 1). Sie sind variabel im Verlauf der Ovarien, und zwar sind in der Regel im vordersten Drittel die Eiröhren am dichtesten und in den regelmäßigsten Abständen angeordnet. Ihre Zahl beträgt 28—32 jederseits und scheint einer gewissen Variabilität unterworfen zu sein, nicht nur bei den verschiedenen Individuen, sondern gelegentlich auch bei den verschiedenen Seiten ein und desselben Individuums. Gegenüber der rein metameren Anordnung der Ovarien, wie sie GRASSI (1889) bei *Thysanuren* beschreibt, ist noch besonders hervorzuheben, daß bei *Bacillus* die Zahl der auf ein Segment kommenden Ovarialröhren nicht konstant ist. Die Insertionen der Eiröhren beginnen am hinteren Ende des 2. Segmentes und erstrecken sich durch 4 Segmente im Maximum. Vom Ende des 6. Segmentes an ziehen die paarigen Ovidukte, gegen die ventrale Medianlinie konvergierend, bis zu ihrer Vereinigung am Ende des 7. Segmentes. Der Vagina ist dorsal ein taschenförmiger Anhang aufgelagert, die Bursa copulatrix. Sie reicht fast bis zum Vorderende des unpaaren Oviduktes und zeigt wiederum verschiedene Anhänge, vorn jederseits ein kleines seitliches Blind-

säckchen und hinten, in der dorsalen Mittellinie, ein natürlich leeres, aber wohlausgebildetes Receptaculum seminis. Letzteres mündet auf gleicher Höhe mit der Vagina unter der vom 8. Segment gebildeten Lamina subgenitalis. Letztere ist gewölbt und verbirgt die aus 4 äußeren und 2 inneren Lamellen gebildete Legescheide. Es ist häufig zu beobachten, wie ein zwischen den Klappen derselben angelangtes Ei in dieser Lage längere Zeit herumgetragen wird.

### Histologische Befunde.

Technik: Zum Fixieren des vorliegenden Materials diente die vom RATHSche Konservierungsflüssigkeit, Sublimat-Pikrinsäure nach RABL, HENNINGSsche Flüssigkeit und besonders das Gemisch von GILSON. Letzteres gab die besten Resultate. Die Schnittserien wurden meist durch gesamte, vom Chitin befreite Abdomina von Larven angefertigt. Die Dicke der Paraffinschnitte beträgt in den meisten Fällen 5  $\mu$ , bei besonders günstigen Objekten 3  $\mu$ , bei älteren Eiern 6—8  $\mu$ . Schnittfärbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Eosin als Plasmafärbstoff kamen fast ausnahmslos zur Verwendung.

Die Keimzellen durchlaufen bei ihrem Heranwachsen zu reifen Eiern verschiedene Phasen, und man pflegt daher im Längsverlauf einer Eiröhre verschiedene Zonen zu unterscheiden, eine Keimzone, eine Wachstumszone und eine Reifungszone, d. h. letztere nur dann, wenn die Reifungserscheinungen noch innerhalb des Ovars vor sich gehen, was durchaus nicht immer der Fall ist.

Das fadenförmige Anfangsstück einer Ovarialröhre von *Bacillus rossii* FABR. ist von verschiedener, häufig noch beim erwachsenen Tier beträchtlicher Länge und zeigt in seinem ganzen Verlauf länglich-runde Kerne, eingebettet in eine gemeinsame Protoplasmamasse von längsfaseriger Struktur (Fig. 1, 5). Deutliche Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen. Die Längsachse der Kerne fällt mit derjenigen der Ovarialröhre zusammen. Die Orientierung der Kerne ändert sich an der Stelle, an welcher die Eiröhre sich zu erweitern beginnt. Sie nehmen eine quergestellte Lage an, zeigen aber nach wie vor dieselbe Struktur. Das Chromatin erscheint in Form von Körnchen ziemlich gleichmäßig im Kern verteilt. Das Plasma nimmt an dieser Stelle, entsprechend der Lagerung der Kerne, eine mehr oder weniger querfaserige

Struktur an. Unmittelbar nach diesem Syncytium mit quergestellten Kernen, das sich über ungefähr 4—5 Kernreihen erstreckt, treten zum ersten Mal typische Keimbläschen auf (Fig. 5 und 10). Die Kerne erscheinen rund und bläschenförmig, das Chromatin von der Peripherie zurückgezogen, zentral oder mehr einseitig zu stark färbbaren Fäden oder Knäueln angehäuft. Diese jungen Keimzellen oder Oogonien haben beim Beginn ihres Auftretens noch keinen scharf umgrenzten Plasmaleib. Zwischen ihnen oder auch am Rande der Ovarialröhre treten vereinzelt Kerne auf, welche von den Keimbläschen durchaus verschieden sind, dagegen die größte Ähnlichkeit mit jenen Kernen zeigen, welche in der Zone mit quergestellten Kernen und vorher im sogen. Endfaden sich vorfanden. Verfolgt man das Schicksal dieser Kerne weiter im Längsverlauf der Eiröhre, so erweisen sie sich identisch mit den Kernen der späteren Follikelzellen.

Es scheint daher auf den ersten Blick nicht ausgeschlossen, die Verhältnisse in dem Sinne zu deuten, daß sowohl die kleineren in der Keimzone sich findenden Kerne als auch die mit ihnen erstmals auftretenden Keimbläschen Descendenten einer letzten Generation von Urkeimzellen wären, welche bei der letzten Teilung einerseits die kleineren, gleichartigen Kerne der späteren Follikelzellen lieferten, andererseits die auf das deutlichste davon zu unterscheidenden Oogonien. Und da Nährzellen bei *Bacillus* überhaupt nicht ausgebildet werden, so wäre hier wiederum bestätigt, was histologische Untersuchungen an den verschiedensten Insektenovarien zu zeigen schienen, daß nämlich die Zellelemente derselben aus indifferenten Elementen hervorgehen, daß die Kerne der propagatorischen Zellen, des Follikel epithels und etwaig auftretender Nährzellen in einem gewissen Anfangsstadium nicht voneinander zu unterscheiden sind. Allein bei *Bacillus* fällt sofort auf, daß die Kerne des Endfadens durchaus dieselbe Struktur haben wie die Kerne der Follikelzellen, so daß nach den histologischen Befunden kein Grund vorliegt, für beide einen verschiedenen genetischen Ursprung anzunehmen. Es müßte vielmehr, um obige Ansicht von dem Vorkommen einer Anfangszone mit indifferenten Elementen aufrecht zu erhalten, schon der Endfaden als Keimzone angesprochen werden. An sich steht der Ansicht zunächst nichts im Wege. Schon aus dem Umstande, daß bei manchen Insekten der Endfaden der imaginalen Ovarien gegenüber den Verhältnissen bei Larven derselben Art bedeutend verkürzt, bzw. verschwunden erscheint, haben verschiedene Forscher



den Schluß gezogen, daß derselbe als keimbereitendes Organ zu betrachten sei. Allein bei *Bacillus* ist eine solche Verkürzung durchaus nicht in allen Fällen zu beobachten, die Länge des Endfadens ist sowohl bei erwachsenen als bei larvalen Stadien ziemlich variabel und wohl in erster Linie von topographischen Verhältnissen abhängig. Vor allem jedoch ist hervorzuheben, daß auch die Kerne des Aufhängeligamentes, zu dem die einzelnen Endfäden zusammentreten, dieselbe Struktur zeigen wie die Kerne des Endfadens (Fig. 7). Und ebenso zeigen dieselbe Struktur die Kerne des paarigen Anfangsteiles des ausführenden Apparates (Fig. 4 und 6).

Eine trennende Scheidewand zwischen Endfaden und Endkammer ist bei *Bacillus* nicht zu beobachten, so daß es nicht ausgeschlossen zu sein braucht, für die Kerne des Endfadens einerseits und der Follikelzellen andererseits diejenige Zusammengehörigkeit anzunehmen, welche sie nach ihrem histologischen Charakter zu haben scheinen. SINÉTY (1901) erklärt zwar bei Phasmiden (*Leptynia attenuata*) die Zone mit quergestellten Kernen als eine „région de séparation“ zwischen dem Aufhängeband und dem Anfang des eigentlichen Ovariums. Obgleich er selbst angibt, daß die Elemente dieser Zone von denen des Endfadens nicht wesentlich verschieden seien, hält er diese Kerne für Homologa der von GROSS (1900) im Ovarium der Hemipteren beschriebenen — Endfaden und Endkammer trennenden — quergestellten Kerne. Allein nach der Abbildung, welche Gross gibt, sind im Hemipterenovarium diese quergestellten Kerne sowohl von den Elementen des Endfadens als auch von denen der Endkammer deutlich durch ihren histologischen Charakter unterschieden, was bei den Phasmiden eben nicht der Fall ist.

Die quere Lagerung der Kerne im Ovarium von *Bacillus* könnte vielleicht damit zusammenhängen, daß dadurch der bei beginnender Erweiterung der Eiröhre zur Verfügung stehende Platz besser ausgenützt werden soll.

Der Beginn der Wachstumszone ist dadurch charakterisiert, daß das Plasma die einzelnen Keimbläschen in gesonderten Portionen umgibt und so die Grenzen zwischen den nunmehr als Oocyten zu bezeichnenden Zellen sichtbar werden. Die zuerst nur vereinzelt den Oocyten sich anschmiegenden Follikelzellen schieben sich zu mehreren in die Spalträume zwischen den einzelnen Zellen, werden jedoch im weiteren Verlaufe von den heranwachsenden Oocyten gleichsam an die Wand gedrängt, indem jede einzelne

derselben die ganze Breite des Ovariums in Anspruch nimmt. Ein Querschnitt durch die Wachstumszone zeigt die zwischen die Oocyten eindringenden Follikelzellen (Fig. 11). In Fig. 3, einem älteren Stadium, erfüllt eine einzige Oocyte die ganze Breite des Ovariums. Die Follikelzellen umgeben sie dicht gedrängt. In beiden Fällen ist als äußerste Hülle das Peritonealepithel deutlich.

An axialen Längsschnitten sodann sieht man, wie die Follikelzellen, welche bisher nur seitlich die Oocyten umhüllt hatten, nunmehr auch zwischen die untere und obere Wand zweier aufeinander folgender Eizellen sich eindrängen (Fig. 8), welcher Prozeß schließlich dazu führen muß, daß die Eizellen allseitig von einem kontinuierlichen Follikelepithel umgeben sind (Fig. 6).

Dies ist nicht nur als Schutz für die heranwachsende Eizelle, sondern auch deshalb notwendig, weil die Follikelzellen durch kutikuläre Abscheidung das Chorion bilden werden und natürlich eine allseitig geschlossene Schale liefern müssen. Zugleich aber läßt sich wohl aus dem Umstande der Schluß ziehen, daß die Follikelzellen, welche so das Ei allseitig umschließen und von der Umgebung abschließen, mit der Ernährung der heranwachsenden Eizelle betraut sind. Für eine Beteiligung des Follikelepipithels an der Ernährung der heranwachsenden Eizelle spricht auch die Beobachtung, daß der Kern in vielen Fällen einseitig in der Zelle gelagert, dem Follikelepithel genähert erscheint, sowie daß sich an der Peripherie des Eiplasmas, also zunächst dem Epithel, besonders zahlreiche Dottertröpfchen vorfinden, welche sofort durch ihre Größe auffallen (Fig. 2). Dem Follikelepithel scheint demnach eine secernierende Funktion zuzukommen, und die einseitige Lagerung des Eizellenkernes hätte die Bedeutung einer Annäherung desselben an die Stelle intensiven Stoffwechsels. RABES (1900) hat bei *Rhizotrogus* beobachtet, wie Falten des Epithels in den Dotter vorwachsen, und diese Erscheinung der Oberflächenvergrößerung des Epithels mit Ernährungsvorgängen in Zusammenhang gebracht. Ich konnte bei *Bacillus* nur in einem einzigen Falle Ähnliches konstatieren und wage den Fall nicht weiter zu verwerten, da es sich ausnahmsweise nicht um Schnitte durch das gesamte Abdomen handelt. Bei isolierten Eiröhren aber ist eine tadellose Beschaffenheit der äußersten Schicht nicht ohne weiteres anzunehmen und eine mechanische Veränderung des Epithels durch Druckwirkung nicht ausgeschlossen.

Mitosen sind im Follikelepithel nicht mit besonderer Häufigkeit, aber doch in allen Fällen sicher zu konstatieren (Fig. 3 u. 6),

was aus später zu besprechenden Gründen besonders hervor-  
gehoben werden muß. Nur bei erwachsenen Tieren zeigen sich in  
den ältesten Stadien am Epithel Erscheinungen, die auf amitotische  
Prozesse hinweisen, Zellen mit 2 Kernen oder solche mit einem  
einzigen Kern in verschiedenen Stadien der Durchschnürung  
(Fig. 13). Diese Teilungsvorgänge sind wohl als degenerative  
Prozesse zu deuten. Eine der Amitose des Kernes folgende Teil-  
lung der betreffenden Zelle konnte nicht beobachtet werden, wo-  
mit natürlich zunächst nicht gesagt ist, daß eine solche nicht  
dennoch stattfinden könnte.

Die peritoneale Hülle, welche die Ovarialröhre zu  
äußerst umgibt, ihren Einschnürungen folgt oder dieselben über-  
brückt, ist in allen Fällen mit Leichtigkeit vom Follikel-epithel zu  
unterscheiden. Die langgestreckten Kerne derselben sind meist  
in großen Abständen angeordnet (Fig. 3, 5, 6, 8). RABES fand  
bei *Rhizotrogus solstitialis* die Struktur der Peritonealhülle in  
auffallender Uebereinstimmung mit derjenigen des Endfadens und  
nimmt eine Gleichartigkeit beider an. Für *Bacillus* ist eine  
solche Annahme nach dem histologischen Befund ausgeschlossen.  
Was die Entstehung dieser schützenden Membran anbetrifft, so  
wurde dieselbe von WEISMANN (1864) von der ursprünglichen  
Zellenmasse der Genitalanlage abgeleitet. LEYDIG dagegen (1865)  
rechnet sie zu dem zellig-blasigen Bindegewebe und sagt, daß sie  
mit dem sogen. Fettkörper zusammenhänge und identisch mit dem-  
selben sei. In Uebereinstimmung mit letzterer Ansicht erwies sie  
sich bei *Phyllodromia* nach HEYMONS (1892) als zweifellos binde-  
gewebiger Natur. Bei fast reifen Embryonen legen sich einzelne  
der im Fettkörper zerstreuten Bindegewebszellen der Genital-  
anlage an, und es kommt dann in der nachembryonalen Periode  
durch Verschmelzung derselben eine zusammenhängende Haut zu  
stande, das Peritonealepithel.

Die Angaben, welche in der Literatur über die Bedeutung  
des Endfadens sich vorfinden, sind einander entgegengesetzt  
und scheinen zu dem Schlusse zu berechtigen, daß diese Be-  
deutung je nach den einzelnen Insektengruppen eine wechselnde  
ist oder umgekehrt, daß die Bezeichnung „Endfaden“ für Bildungen  
angewandt wird, welche morphologisch nicht gleichwertig sind.  
Wie schon erwähnt, war es JOH. MÜLLER, welcher dem Endfaden  
des Insektenovariums zuerst seine Aufmerksamkeit schenkte, den-  
selben eingehend untersuchte und zu dem Schlusse kam, die End-  
fäden seien Blutgefäße, welche eine möglichst direkte Verbindung

zwischen dem Rückengefäß und den Eiröhren herstellen sollten. Dieser Irrtum ist leicht begreiflich, da in der Tat sehr häufig die Endfäden resp. das durch ihre Vereinigung zu stande kommende Ligament zum Perikardialgewebe in Beziehung tritt. Sodann hat LEYDIG (1865) die Vermutung ausgesprochen, daß die Elemente des Endfadens Homologa der Keimzellen seien, welche im eigentlichen Eierstock sich vorfinden. Er hat dies daraus geschlossen, daß er die Endfäden im Puppenzustand länger fand als beim erwachsenen Tier, also die Entwicklung der Ovarien auf Kosten der Endfäden erfolgt sei. Die Elemente des Endfadens haben nach ihm die Bedeutung „embryonal bleibender Keimzellen, welche nicht zu weiterer Entwicklung gelangen“. In Uebereinstimmung damit lassen sich nach KORSCHULT (1886) bei Orthopteren die Elemente des Endfadens direkt verfolgen, wie sie teils in Keimzellen, teils in Follikelzellen übergehen. Auch bei *Apis mellifica* ist nach PAULCKE (1900) „eine deutliche Grenze zwischen Endfaden und Endkammer weder in der äußeren Gestalt, noch in einer plötzlichen Veränderung der eingeschlossenen Elemente gegeben“, und LOWNE (1890) fand bei *Callyphora erythrocephala* den Endfaden an reifen Eiröhren rudimentär, woraus er schließt, daß derselbe eine einfache Verlängerung der Eiröhre und seine Elemente von derselben morphologischen Bedeutung seien wie der Rest derselben. — Andererseits betont WIELOWIEJSKY (1886) die scharfe Abgrenzung des Endfadens von der als Endkammer zu bezeichnenden Zellgruppe, welche die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges beider ausschließe. Bei *Periplaneta*, *Gryllotalpa*, *Formica* u. a. sei der Endfaden ein bindegewebiger Strang, mit einer außerhalb des Epithels beginnenden feinen Umhüllungshaut des Ovariums in Zusammenhang, also „zu einer ganz anderen Zellformation gehörig“. Ebenso erklärt PEREZ (1886) den Endfaden für ein atrophirtes Organ und sagt von ihm, er bleibe „absolument étranger aux phénomènes ovigéniques, si bien qu'en certain cas un cloison transversal l'en sépare“. Wie schon erwähnt, fand Gross bei Hemipteren den Endfaden von Anfang an von der eigentlichen Eiröhre getrennt, von anderem histologischem Charakter als diese und außerdem in seinem Anfangsteil gegenüber der Endkammer durch quergestellte, spindelförmige Kerne ausgezeichnet, und in einer neuen, an umfangreichem Material aus den verschiedenen Insektenordnungen ausgeführten Untersuchung (1903) stellt dieser Forscher fest, daß der Endfaden in vielen Fällen geradezu durch eine von der Tunica propria gebildete quere

Membran von der Endkammer getrennt wird, daß aber auch in den zahlreichen Fällen, wo diese Scheidewand nicht wahrzunehmen ist, der Endfaden niemals als keimbereitendes Organ angesprochen werden dürfe. Diesen verschiedenen Angaben wird eine Definition gerecht, welche nach KORSCHULT von BRANDT gegeben wurde. Nach ihm ist der Endfaden entweder eine Verlängerung der Eiröhre und dann von derselben morphologischen Bedeutung wie diese, bezw. der Rest derselben, oder aber eine Verlängerung der Peritonealhülle, also nicht keimbereitendes Organ, sondern bloßes Aufhängeband. — Wenn nun tatsächlich in vielen Fällen die histologische Untersuchung ergibt, daß Endfaden und Endkammer deutlich voneinander getrennt sind, wenn ferner bei Collembolen, wo das Keimlager überhaupt nicht am Ende sondern in der Mitte des Ovariums liegt, dennoch nach LÉCAILLON (1901) in der vorderen Verlängerung der Ovarien ein „ligament suspenseur ou filament de MÜLLER“ sich vorfindet, so wäre es wohl einfacher, um Verwechslungen auszuschließen, nur solche Bildungen mit dem Namen Endfaden zu bezeichnen, welche mit dem eigentlichen keimbereitenden Organ morphologisch und funktionell nichts zu tun haben.

Der beste Aufschluß über die dem Endfaden zukommende Bedeutung ist natürlich von embryologischen Untersuchungen zu erwarten. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Endfadens findet sich eine Mitteilung bei CARRIÈRE und BÜRGER (1897). Danach treten auf einem gewissen Stadium die Geschlechtsdrüsenanlagen aus der dorsalen Wand der Cölomsäcke heraus und geben damit den Zusammenhang mit ihrem Mutterboden auf. Dagegen wird auf einem um wenig älteren Stadium die Verbindung zwischen Cölom und Genitalanlage wiederhergestellt. Sie wird repräsentiert durch wenige Zellen, welche nachträglich aus der Cölomwand herausgerückt sind. Aus diesen Zellen geht nicht nur die Hülle der Geschlechtsdrüsenanlagen hervor, sondern sie bleiben außerdem als „Brücke“ zwischen diesen und dem Cölom erhalten. Aus denjenigen Elementen der Cölomwand, mit welchen diese Zellbrücke zusammenhängt, geht die Herzanlage hervor, während die Brücke selbst zu einem langen, dünnen Zellschlauch wird, dem Endfaden.

Sodann hat HEYMONS (1892) für *Phyllodromia germanica* gezeigt, daß die Follikelzellen eine sowohl zeitlich als räumlich von den Genitalzellen getrennte Entstehung nehmen. Bei *Phyllodromia* wie bei der Mauerbiene differenzieren sich die Elemente des Endfadens und des Epithels später als die Genitalzellen, und das Auf-

treten einer Geschlechtsanlage, bei welcher eine Vermischung von Keimzellen und Endfadenelementen vorläge, erscheint ausgeschlossen. Sie erscheint dies in noch höherem Maße nach einer neueren entwicklungsgeschichtlichen Arbeit von HEYMONS (1895), in welcher dieser Forscher zu dem Schlusse kommt, daß die Differenzierung der Geschlechtszellen bei Insekten in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien stattfinden kann, daß sie jedoch Zellen *sui generis* sind, welche nur, je nachdem sie früher oder später zur Differenzierung gelangen, „scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo angehören“. — Wenn somit die Ansicht von einem mesodermalen Ursprung der Geschlechtszellen bei Insekten als irrig fallen gelassen werden muß, ein solcher dagegen für Epithel und Endfaden in allen embryologisch untersuchten Fällen sich nachweisen läßt, so ist damit ein genetischer Zusammenhang dieser beiden letzteren mit den Keimzellen ausgeschlossen.

Es erübrigt noch, eine vereinzelt ausgesprochene Ansicht zu erwähnen, wonach der Endfaden mit der peritonealen Hülle der übrigen Eiröhre identifiziert wird. Schon in der oben zitierten Definition von BRANDT wird der Endfaden als „Verlängerung der Peritonealhülle“ angesprochen, und ebenso fand RABES bei *Rhizotrogus* die ganze Struktur des Endfadens in auffallender Uebereinstimmung mit der Peritonealhülle, so daß er die von früheren Beobachtern angenommene Gleichartigkeit beider durch das Verhalten bei *Rhizotrogus* für bestätigt erklärt. Bei *Bacillus* kann von einer solchen Deutung der Befunde keine Rede sein. Abgesehen von der durchaus verschiedenen Struktur der stets deutlich voneinander zu unterscheidenden Kerne von Endfaden und Peritonealhülle, schon deshalb nicht, weil das Peritonealepithel deutlich auf den Endfaden sich fortsetzt (Fig. 5), in einer Art und Weise, die an seiner Selbständigkeit keinen Zweifel aufkommen läßt.

Während der Endfaden in neuerer Zeit wohl allgemein als bloßes Aufhängeband aufgefaßt wird, sind die Ansichten über die Abstammung der Follikelzellen zur Zeit noch geteilt. Die ältere Literatur über diesen Punkt hat wiederholt, und vor allem durch KORSCHULT (1886), eine kritische Zusammenstellung erfahren. KORSCHULT selbst spricht sich in seiner an Vertretern der verschiedenen Ordnungen durchgeführten vergleichenden Untersuchung über die Entstehung und Bedeutung der Elemente im Insektenovarium dahin aus, daß die verschiedenen Zellelemente einander völlig gleichwertig seien, daß die Kerne des Epithels

sowohl, als auch die Keimbläschen und Nährzellen aus indifferenten Kernen der Eiröhrenanlage hervorgehen und nur ihren Funktionen entsprechend eine verschiedene Ausbildung erhalten.

Um dieselbe Zeit hat PEREZ (1886) diese Anschauung vertreten, daß im jugendlichen Insektenovarium nur unter sich identische Elemente vorhanden seien, „*éléments indifférents, destinés à donner naissance d'une part à l'épithélium folliculaire, d'autre part aux ovules et aux cellules dites vitellogènes, quand celles-ci existent*“.

In neuerer Zeit hat sich PAULCKE (1900) aus Anlaß seiner Arbeit über die Honigbiene der Theorie von KORSCHOLT angeschlossen, wonach die verschiedenen Zellelemente im Insektenovarium „nur verschiedene Entwicklungsformen ursprünglich gleichartiger Elemente darstellen“. Und STITZ (1901) findet in seiner allerdings vorwiegend anatomischen Fragen gewidmeten Untersuchung über den Geschlechtsapparat der Mikrolepidopteren seine Befunde mit der von KORSCHOLT ausgesprochenen Meinung übereinstimmend.

Es könnte noch darauf hingewiesen werden, daß auch für die entsprechenden Verhältnisse bei männlichen Keimdrüsen eine ähnliche Auffassung vertreten wird. In einer vorläufigen Mitteilung über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata* sagt HOLMGREN (1903): „Sowohl die Urspermatogonien wie die Cystenhautzellen sind von den indifferenten Zellen der Hodenkapsel herzuleiten.“ In ähnlicher Weise spricht sich SUTTON (1900) aus, immerhin mit einer gewissen Einschränkung: „It would hardly be surmised that the nuclei of the cyst walls are formed from the same source as the germ-cells themselves, but nevertheless there is strong evidence to show that such is the case.“

Demgegenüber erklärt GIARDINA (1902) für die Ovarien von *Mantis religiosa* mit aller Bestimmtheit Peritonealepithel, Follikelzellen und Oogonien für „*perfettamente distinti l'uno dall'altro. I loro elementi si dividono per mitosi rimanendo sempre a far parte del proprio tessuto; la qual cosa permette di riconoscere in ogni caso la natura di ciascun elemento e di escludere così l'origine commune delle cellule follicolari e degli oociti dalle oogonie*.“ Er betont ausdrücklich, daß bei dieser Form auch in larvalen Stadien von indifferenten Elementen, aus denen die verschiedenen Zellarten ihren Anfang nehmen würden, nicht die Rede sein könne. Ebenso führt GRÜNBERG (1902) die Follikelzellen auf ein bereits in embryonalen Ovarien von den Keimzellen deutlich

gesondertes Zellenmaterial zurück, und neuestens wird von GROSS (1903), der an umfassendem Material gearbeitet hat, diese Ansicht auf das entschiedenste vertreten. Nach den Befunden bei *Bacillus* sowie bei mehreren anderen, sofort zu besprechenden Orthopterenarten muß ich mich, wie schon oben angedeutet, dieser letzteren Ansicht anschließen. Es soll hier nur noch erwähnt werden, daß niemals irgend welche Uebergänge zwischen Follikelzellen und Keimzellen beobachtet werden können. Die Resultate der embryologischen Untersuchungen, von HEYMONS (1895) besonders, rechtfertigen die Ansicht von einem getrennten Ursprung der Keimzellen der Insekten gegenüber allen übrigen Zellen des Somas, die Follikelzellen inbegriffen.

Es ist möglich, daß die zunächst vielleicht auf andere Punkte gerichtete Untersuchung von nur erwachsenen Formen leicht zu der Ansicht führen kann, daß Follikelzellen und Eizellen gleicherweise aus dem Material der Ureizellen entstehen, da während des embryonalen Lebens wohl mancherlei Verschiebungen des Zellmaterials vor sich gehen. Um so sicherer wird bei je nach dem Alter des Untersuchungsmaterials verschiedenen Resultaten die Embryologie in dieser Frage das entscheidende Wort sprechen dürfen.

Außer *Bacillus rossii* wurden folgende Orthopterenarten zur Untersuchung herangezogen: von Locustiden *Locusta viridissima* L., *Decticus verrucivorus* und *Platypleis roeselii* HAGENB.; von Acridiern *Pezotettix alpinus* KOLL., sowie eine nicht näher bestimmte *Stenobothrus*-art; endlich in weniger ausgiebigem Maße als Vertreter der Grylliden *Gryllus campestris* L. und *Gryllotalpa vulgaris* L.

Was die äußere Gestalt anbetrifft, so handelt es sich bei diesen Formen um mehr oder weniger büschelförmige Ovarien. Eine gemeinsame Hülle ist vorhanden wie bei den meisten Orthopteren.

Bei den Locustiden, besonders bei jungen Larven von *Decticus verrucivorus* und *Locusta viridissima*, fällt das außerordentlich reiche Tracheennetz auf, welches die Eiröhren von allen Seiten umspinnt und offenbar mit zur Fixierung derselben beiträgt. GROSS (1903) hat gezeigt, wie bei einem Käfer, *Cetonia aurata* L., das Tracheensystem geradezu die Rolle des Endfadens übernimmt. Letzterer ist bei dieser Form nur in Rudimenten wahrnehmbar, dagegen befestigt sich an der Endkammerspitze „ein stärkerer Tracheenast mit einer großen Endblase“.



Bei den untersuchten Acridiern sind die mehr in einer Fläche angeordneten Eiröhren von kolossal entwickelten, zu einem Wulste angeordneten Fettkörperlappen begleitet.

Die histologischen Verhältnisse stimmen bei oben genannten Orthopteren im wesentlichen mit den bei *Bacillus* beobachteten überein, wie man bei einem Blick auf Längsschnitte durch larvale Ovarialröhren sofort erkennt (Fig. 14, 18, 21, 22, 23).

In das Plasma des Endfadens, dessen längsfaserige Struktur mehr oder weniger hervortritt, finden sich Kerne eingestreut, deren deutlich granuliertes Aussehen durchaus nicht verschieden ist von den in der Endkammer zwischen den Keimbläschen liegenden späteren Epithelkernen. Die Trennung von Endfaden und Endkammer ist bei *Locusta* (Fig. 18), *Decticus* (Fig. 14) und *Platypleis* (Fig. 21) zum Unterschied von *Bacillus* äußerlich in der Art ausgesprochen, daß hier eine Membran zwischen beiden quer hindurchzieht. GROSS (1903) hat das Vorhandensein einer solchen „Grenzmembran“ bei einer Reihe von Insekten beobachtet, bei anderen, oft nahe verwandten Arten deren Fehlen konstatiert, nachdem schon vorher das Vorkommen einer solchen von verschiedenen Forschern beschrieben, von anderen wiederum angezweifelt worden war. Eine besonders wichtige Bedeutung will ihr auch GROSS nicht zusprechen.

Bei *Stenobothrus* (Fig. 23) und *Gryllus* (Fig. 22) ist eine solche Membran nicht wahrzunehmen, immerhin hebt sich der Endfaden durch die ihm allein zukommende fibrilläre Struktur des Plasmas von der Endkammer ab, welche letztere außerdem durch das Auftreten typischer Keimbläschen genügend charakterisiert erscheint.

Was sodann das Follikelepithel anbetrifft, so gleichen seine Kerne, wie schon erwähnt, vollkommen den Endfadenelementen. Derselbe Charakter der Kerne läßt sich durch sämtliche Follikel, ja bis in das Epithel der ausführenden Gänge weiter verfolgen (Fig. 15, 16, 24, 25).

An Schnitten durch das Vorderende einer Ovarialröhre könnte es auffallen, daß die zwischen die jüngsten Oocyten erstmals sich eindrängenden Epithelkerne bedeutend kleiner sind als die in der Endkammer zwischen die Keimbläschen eingestreuten Kerne (Fig. 14, 22, 23). Da deutliche Teilungsfiguren der späteren Epithelkerne innerhalb der Keimzone äußerst selten nachzuweisen sind, ist wohl anzunehmen, daß deren Teilungen periodisch auftreten und dann einen sehr raschen Verlauf nehmen. Eventuell würde man dann

im Schnitt ein Stadium treffen können, da die zwischen die Eizellen sich schiebenden Tochterkerne gleichsam noch nicht Zeit gehabt hätten, ihre normale Größe zu erreichen. Eine in einzelnen Fällen zu beobachtende mehr längliche Form kann wohl kaum befremden, da sie selbstverständlich dem Raum sich anpassen werden, den die in der Wachstumszone kolossal sich ausdehnenden Oocyten ihnen zur Verfügung übrig lassen. Weiter distalwärts im Ovarium nehmen sie wieder eine mehr rundliche Form an (Fig. 24, 25).

Mitotische Teilungen lassen sich bei *Locusta* (Fig. 9), *Decticus* (Fig. 20), *Platyceis* (Fig. 17, 19) und *Stenobothrus* (Fig. 12, 26, 27) ohne Schwierigkeit im Epithel sämtlicher Follikel nachweisen, die ältesten, den Ausführungsgängen zunächst liegenden nicht ausgeschlossen (Fig. 16). Allerdings habe ich mit Rücksicht auf die in erster Linie in Betracht kommenden Verhältnisse von Endfaden und Endkammer speziell larvale Stadien zur Untersuchung gewählt. Es ist daher wohl möglich, daß bei erwachsenen Tieren im Epithel älterer Eifächer amitotische Kernteilungen vorkommen. PREUSSE (1895) fand bei Exemplaren von *Locusta viridissima*, welche an wenigen Tagen im Spätsommer gesammelt waren, amitotische Teilungen nicht nur in dem abgepinselten Epithel älterer Eifächer, sondern auch in jüngeren Eifächern „neben den Mitosen“. Bei jugendlichen Tieren konnte ich, wie gesagt, in keinem einzigen Falle irgend eine Andeutung von direkter Kernteilung wahrnehmen. Bei *Pezotettix* dagegen, einer Acridierart, die ich erst auffand, als jugendliche Stadien nicht mehr zu bekommen waren, sind Amitosen im Follikel-epithel der den Ausführungsgängen zunächst liegenden Eier zu beobachten (Fig. 30).

Scheinbar im Widerspruch mit diesen Befunden steht das Verhalten der Grillen. Von den oben genannten Grylliden standen mir nur wenige Exemplare zur Verfügung. In Fig. 22 ist das Vorderende einer Ovarialröhre von *Gryllus campestris* im Längsschnitt abgebildet. Die jüngsten Keimbläschen sowie die heranwachsenden Oocyten sind durch den Besitz großer Nukleolen ausgezeichnet. Dieselbe Erscheinung zeigen die Kerne der Follikelzellen. In letzteren werden dadurch an denselben sich abspielende amitotische Prozesse besonders in die Augen fallend. Bei *Gryllus campestris* sowohl als auch bei *Gryllotalpa vulgaris* sind schon bei nicht erwachsenen Individuen am Epithel älterer Follikel direkte Kernteilungen zu beobachten (Fig. 28, 29), was scheinbar im

Widerspruch steht mit den Befunden an sämtlichen oben geschilderten Arten. Es darf vielleicht die Vermutung ausgesprochen werden, daß dies verschiedene Verhalten der Follikelzellen bei Phasmiden, Locustiden und Acridiern einerseits und bei Grylliden andererseits in biologischen Verhältnissen seine Erklärung finden könnte. Bei den untersuchten Acridiern und Locustiden überwintern die Eier, und auch bei *Bacillus* erstreckt sich die embryonale Entwicklung über mehrere Monate, in einzelnen Fällen über ein ganzes Jahr. Die Grillen dagegen überwintern als Larven, indem die Jungen schon „etwa 4 Wochen“ nach dem Ablegen der Eier ausschlüpfen. Es wäre also nicht unverständlich, wenn bei dieser verhältnismäßig kurzen Embryonalentwicklung das Follikelepithel gleichsam früher seiner funktionellen Aufgabe enthoben wird und schon in jüngeren Stadien als bei Formen mit lang andauernder Entwicklung im Ei einen Zustand aufweist, der auf baldigen Zerfall dieses Gewebes hindeutet. Denn als Degenerationserscheinung möchte ich die oben beschriebenen direkten Kernteilungen auffassen, im Sinne der ZIEGLER-VOM RATHschen Theorie. Eine der Amitose nachfolgende Zellteilung ließ sich bei dem vorliegenden Material nicht nachweisen.

Bekanntlich ist von PREUSSE (1895) die Frage nach dem Vorkommen und der Bedeutung von Amitosen im Insektenovarium als Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gewählt worden. PREUSSE fand bei Hemipteren auch im Epithel junger Eifächer, sowie im Keimfach, im Endfaden und im Leitungsapparat direkte Kernteilungen, zum Teil „neben Mitosen“. Daß in bestimmten Eifächern, in welchen offenbar die Zahl der Zellen noch zunimmt, nur Amitosen zu finden waren, daß junge Kerne, von ihrem Untergang noch weit entfernt, Erscheinungen direkter Kernteilung zeigten, ist ihm Grund zu der Annahme, daß hier die Amitose „eine funktionelle Bedeutung beanspruche“, daß im Ovarium der Hemipteren mit Hilfe der Amitose „eine Reihe von Zellteilungen aufeinander folgen“.

Demgegenüber ist vor und nach PREUSSE von einer Reihe von Forschern die Ansicht vertreten worden, welche zuerst ZIEGLER (1887) dahin formulierte, daß direkt sich teilende Kerne als degeneriert zu bezeichnen seien, insofern als Zellen, deren Kerne sich auf diese Weise teilen, selbst zur Teilung unfähig seien. Auch in neueren Arbeiten von ZIEGLER (1891), zuletzt gemeinsam mit VOM RATH (1891), wird die Amitose in biologischer Hinsicht als eine Degenerationserscheinung aufgefaßt. „Kerne, welche durch

amitotische Teilung entstanden sind, können niemals wieder zur mitotischen Teilung zurückkehren.“ Sofortiger Untergang braucht deshalb nicht einzutreten, solche fragmentierte Kerne können im Gegenteil eine spezialisierte Funktion übernehmen, ehe sie zu Grunde gehen. Am Aufbau der Gewebe aber können sie sich morphologisch nicht mehr beteiligen.

Ebenso spricht sich RUGE (1889) dahin aus, daß das Auftreten von direkter Kernteilung den Verlust vitaler Eigenschaften bei dem betreffenden Gewebe vermuten lasse. Eine der Amitose folgende Zellteilung konnte nie nachgewiesen werden. BLOCH-MANN (1885) hält eine solche für ausgeschlossen. Auch SINÉTY (1901) sowie GROSS (1903) schließen sich der Ansicht an, daß Amitose bei Metazoen nur in abgenutzten Geweben auftrete und „eine letzte Aktivität“ vor der Degeneration der Zelle bedeute.

### Zusammenfassung.

Es ist möglich, eine zweite lebensfähige, parthenogenetische Generation von *Bacillus rossii* in der Gefangenschaft zu erzielen. Die auf parthenogenetischem Wege erzeugten Individuen sind ausschließlich weiblichen Geschlechtes. Die Muttertiere gehen zu Grunde, ehe ihr Eiervorrat erschöpft ist.

Hohe Temperatur erscheint ohne Einfluß auf die Entwicklung des Eies.

Die individuelle Entwicklung ist unter äußerlich gleichen Bedingungen äußerst variabel.

Eine Beziehung zwischen dem Auftreten der grünen oder braunen Färbung und verschiedener Umgebung läßt sich nicht konstatieren.

Die Zahl der Häutungen beträgt mindestens 5.

Die Zahl der schon bei jüngsten Larven in vollkommener Deutlichkeit ausgebildeten Ovarialröhren beträgt ungefähr 30 jederseits. Sie ist individuellen Schwankungen unterworfen, sowohl bezüglich der Gesamtzahl als auch der Verteilung auf die einzelnen Segmente.

Die Länge des Endfadens ist bei Larven und Erwachsenen gleichermaßen variabel.

Die Endfäden sind Suspensorialapparate, nicht keimbereitende Organe.

Eine trennende Membran zwischen Endfaden und Endkammer ist bei *Bacillus* nicht wahrzunehmen.

Die Kerne der späteren Follikelzellen sind von den Keimbläschen von Anfang an deutlich zu unterscheiden.

Uebergänge zwischen beiden sind nicht aufzufinden.

Für eine ernährende Funktion des Follikelepithels spricht die häufig zu beobachtende einseitige Lagerung des Eizellkerns in der Nähe des Epithels, sowie das Auftreten größerer Dottertröpfchen an der dem Epithel zunächst liegenden Peripherie des Eiplasmas.

Mitosen sind im Epithel stets aufzufinden.

Nur beim erwachsenen Tier spielen sich in älteren Follikelzellen amitotische Prozesse ab. Sie sind wohl als Degenerationserscheinung aufzufassen.

Nach den histologischen Befunden ist ein gemeinsamer genetischer Ursprung für Follikelzellen und Keimzellen nicht anzunehmen.

Die peritoneale Hülle ist in allen Fällen deutlich vom Follikel-epithel zu unterscheiden.

Die Untersuchung verschiedener anderer Orthopteren erweist sich in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend mit den bei *Bacillus rossii* gewonnenen Resultaten.

---

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich ausgeführt. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. LANG, für teilnehmendes Interesse und reiche Anregung an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Zugleich erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. K. HESCHELER für wertvolle Ratschläge besten Dank zu sagen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1885 BLOCHMANN, F., Ueber die Kernteilung in der Embryonalhülle des Skorpions, in: *Morph. Jahrb.*, Bd. X.
- 1876 BRANDT, A., Das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig.
- 1897 BRUNN, A. v., Parthenogenese bei Phasmodiden, in: *Mitt. Nat. Mus. Hamburg*, Jahrg. 15.
- 1897 CARRIÈRE, J., u. BÜRGER, O., Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene im Ei, in: *Nova Acta Leop.-Carol.*, Bd. LXIX.
- 1896 DOMINIQUE, E., La parthénogenèse chez le *Bacillus gallicus* CHARP., in: *Bull. Soc. Nat. de l'Ouest de la France*, Nantes.
- 1897 — La parthénogenèse chez le *Bacillus gall.* CHARP., *ibid.* Trimestre 2.
- 1902 GIARDINA, A., Sui primi stadii dell'oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi, in: *Anat. Anz.*, Bd. XXI.
- 1901 GODELMANN, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus rossii* FABR., in: *Arch. Entw.-Mech. Organism.*, Bd. XII.
- 1889 GRASSI, B., Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes, in: *Arch. ital. Biol.*, T. XI.
- 1900 GROSS, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, in: *Z. wiss. Zool.*, Bd. XVIII.
- 1903 — Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums, in: *Zool. Jahrb.*, Bd. XVIII.
- 1902 GRÜNBERG, K., Untersuchungen über Keim- und Nährzellen in den Ovarien und Hoden der Lepidopteren, in: *Zool. Anz.*, Bd. XXV.
- 1892 HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (Blatta) germ. L., in: *Z. wiss. Zool.*, Bd. LIII.
- 1895 — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena.
- 1897 — Ueber die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii* FABR., in: *S.-B. Akad. Wiss. Berlin*, Bd. XVI.
- 1903 HOLMGREN, N., Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata*, in: *Anat. Anz.*, Bd. XXII.
- 1900 KHEIL, N., Biologisches über *Bacillus rossii*, in: *Entomol. Zeitschr.*, No. 16 u. 17.
- 1825 MÜLLER, JOH., Ueber die Eier von *Pasma* und das Rückengefäß der Insekten, in: *Nova Acta Leop.-Carol.*, Bd. XII.
- 1899 NUSSBAUM, M., Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen, in: *Arch. mikr. Anat. Entw. Berlin*, Bd. LIII.
- 1900 PAULCKE, W., Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀), in: *Zool. Jahrb.*, Bd. XIV.

- 1886 PEREZ, J., Sur l'histogenèse des éléments contenus dans les gaines ovigènes des Insectes, in: C. R. Acad. Sc. Paris, T. CII.  
 1895 PREUSSE, F., Ueber die amitotische Kernteilung im Ovarium der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Bd. LIX.  
 1900 RABES, O., Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis* L., *ibid.*, Bd. LXVII.  
 1889 RUGE, G., Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere, in: Morph. Jahrb., Bd. XV.  
 1900 DE SINÉTY, R., Sur la parthénogenèse des Phasmes, in: Bull. Soc. Ent. France.  
 1901 — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: Cellule, T. XIX.  
 1900 SUTTON, W., The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. I.  
 1864 WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Bd. XII.  
 1886 WIELOWIEJSKY, H., Zur Morphologie des Insektenovariums, in: Zool. Anz., Bd. IX.  
 1887 ZIEGLER, H., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfisch-embryonen, in: Arch. mikr. Anat., Bd. XXX.  
 1891 — Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich, in: Biol. Centralbl., Bd. XI.  
 1891 — u. VOM RATH, O., Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden, *ibid.*, Bd. XI.

### Figurenerklärung.

Mit Ausnahme von Fig. 1 sind sämtliche Zeichnungen mit Hilfe von Zeichenokular II, Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ , Okular I und IV von Leitz hergestellt.

#### Bezeichnungen:

<i>Bl</i> Blindsäckchen	<i>L</i> Ligament
<i>Bc</i> Bursa copulatrix	<i>N</i> Nucleolus
<i>Ef</i> Endfaden	<i>Oh</i> Hohlraum des Oviduktes
<i>Ek</i> Endkammer	<i>Ov</i> Ovidukt
<i>Fe</i> Follikelepithel	<i>Pe</i> Peritonealepithel
<i>G</i> Grenze zwischen Endfaden und Endkammer	<i>Rg</i> Rückengefäß
<i>Kbl</i> Keimbläschen	<i>Rs</i> Receptaculum seminis
<i>Kf</i> Kerne der Follikelzellen	<i>Vs</i> Verbindungsstück

Tafel III.

Fig. 1. Schema eines larvalen Ovariums von *Bacillus rossii* FABR. Die Ovarien sind vom Rückengefäß weg etwas zur Seite gezogen.

Fig. 2. Teil eines Längsschnittes durch eine Eizelle von *Bacillus*.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Oocyte von *Bacillus*.

Fig. 4. Längsschnitt durch Ovidukt und Eiröhreninsertion von *Bacillus*.

Fig. 5. Längsschnitt durch das Vorderende einer Ovarialröhre von *Bacillus*.

Fig. 6. Längsschnitt durch das distale Ende einer Eiröhre von *Bacillus*.

Fig. 7. Mündung des Endfadens in das Ligament im Längsschnitt. *Bacillus*.

Fig. 8. Verbindungsstück zweier aufeinander folgender Eizellen. *Bacillus*.

Fig. 9. Flächenschnitt durch das Follikelepithel von *Locusta virid*.

Fig. 10. Endstück einer Eiröhre von *Bacillus*.

Fig. 11. Querschnitt durch die Wachstumszone von *Bacillus*.

Fig. 12. Follikelepithel von *Stenobothrus*.

Fig. 13. Follikelepithel einer Imago von *Bacillus*.

Tafel IV.

Fig. 14. Längsschnitt durch das Vorderende einer Eiröhre von *Decticus verrucivorus*.

Fig. 15. Oviduktwandung von *Decticus*.

Fig. 16. Ovidukt und Eizelleninsertion von *Locusta*.

Fig. 17. Eizellen von *Platycleis*.

Fig. 18. Vorderende einer Eiröhre von *Locusta*.

Fig. 19. Follikelepithel von *Platycleis*.

Fig. 20. Dasselbe von *Decticus*.

Fig. 21. Ovarialröhre von *Platycleis*.

Fig. 22. " " *Gryllus*.

Fig. 23. " " *Stenobothrus*.

Fig. 24. Aeltere Eizelle von *Locusta*.

Fig. 25. " " " *Stenobothrus*.

Fig. 26. Jüngere Eizelle von *Stenobothrus*.

Fig. 27. Follikelepithel von *Stenobothrus*.

Fig. 28. " " *Gryllotalpa*.

Fig. 29. " " *Gryllus*.

Fig. 30. " " *Pezotettix*.



# Festschrift

zum siebenzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Rats

**Prof. Dr. August Weismann**

in Freiburg in Baden.

Mit 32 Tafeln und 104 Abbildungen im Text.

(Zugleich Supplement VII der „Zoologischen Jahrbücher“ herausgegeben von Dr. J. W. Spengel, Prof. in Gießen.)

**Preis: 60 Mark.**

Hieraus einzeln:

- R. Wiedersheim**, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Mit 6 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 9 Mark.
- August Gruber**, Ueber *Amoeba viridis* Leidy. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pfg.
- Alexander Petrunkevitch**, Künstliche Parthenogenese. Mit 3 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.
- Konrad Guenther**, Keimfleck und Synapsis. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark.
- Valentin Häcker**, Bastardirung und Geschlechtszellenbildung. Mit 1 Tafel und 13 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.
- E. Korschelt**, Ueber Doppelbildungen bei Lumbriciden. Mit 2 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark.
- Otto L. Zur Strassen**, *Anthracanema*. Mit 2 Tafeln und 9 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.
- R. Woltereck**, Ueber die Entwicklung der Vellela aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Mit 3 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.
- P. Speiser**, Die Hemipterengattung *Polycetenes* Gigl. und ihre Stellung im System. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 1 Mark.
- August Brauer**, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Mit 3 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.
- Th. Boveri**, Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des *Amphioxus*. Mit 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark.
- Hans Spemann**, Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect. Mit 2 Tafeln und 24 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.
- Richard Hesse**, Ueber den feinem Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pfg.
- L. Kathariner**, Ueber die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* v. Nordm. Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark 50 Pfg.
- H. Friese u. F. v. Wagner**, Ueber die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Mit 2 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.
- August Forel**, Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Einzelpreis: 1 Mark.
- C. Emery**, Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. Mit 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark 50 Pfg.
- E. Wasmann**, Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen und ihre Wirthe vom obern Congo. Mit 3 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.
- Hubert Ludwig**, Brutpflege bei Echinodermen. Einzelpreis: 80 Pfg.
- Heinrich Ernst Ziegler**, Der Begriff des Instincts einst und jetzt. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pfg.
- J. W. Spengel**, Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pfg.

**Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899.** Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgegeben von **Carl Chun**, Professor der Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

Der Bericht über die reichen wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition wird von den naturwissenschaftlichen Forschern nicht nur Deutschlands, sondern auch des Auslandes mit der grössten Spannung erwartet.

Die ausserordentliche Reichhaltigkeit des gewonnenen Materials überstieg alle Erwartungen. Um dasselbe sobald als möglich der wissenschaftlichen Welt nutzbar zu machen, ist die Bearbeitung desselben 61 Forschern übertragen worden, deren Abhandlungen nunmehr nach und nach erscheinen werden.

Von der ersten Gruppe liegt die umfangreiche **Oceanographie und maritime Meteorologie** des Herrn **Dr. Gerhard Schott** fertig vor. Dieselbe erschien als erster Band des Unternehmens mit dem Nebentitel:

**Oceanographie und maritime Meteorologie.** Im Auftrage des Reichs-Marine-Amtes bearbeitet von **Dr. Gerhard Schott**, Assistent bei der deutschen Seewarte in Hamburg, Mitglied der Expedition. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Profilen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und mit 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

Weitere Abteilungen des Unternehmens gelangen sofort nach Herstellung des Drucks zur Ausgabe. Von dem nunmehr abgeschlossenen Band III und den im Erscheinen begriffenen Bänden V und VII liegen folgende Abhandlungen vor:

**Bd. III.**

**Prof. Dr. Ernst Vanhöffen**, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die eraspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII. Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

**Dr. phil. L. S. Schultze**, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis: 5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

**Dr. phil. Paul Schacht**, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 13,— M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst Erörterung der Terricolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze. Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

**Joh. Thiele**, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis: 3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

**K. Möbius**, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

**Günther Enderlein**, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 17 M., Vorzugspreis: 15 M.

**Bd. V.**

**Johannes Wagner**, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

**Bd. VII.**

**v. Martens und Thiele**, Die beschaltten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof. v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

**Franz Ulrich**, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

6692

Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

## Neununddreissigster Band.

Neue Folge, Zweiunddreissigster Band.

Zweites Heft.

Mit 14 Tafeln und 21 Figuren im Text.

### Inhalt.

GADZIKIEWICZ, WITOLD, Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malakostriken. Hierzu Tafel V—VIII und 6 Figuren im Text.

v. GÖSSNITZ, W., Ein weiterer Beitrag zur Morphologie des Zwerchfelles. Mit einer Figur im Text.

FLEURE, J., HERBERT, Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis. Hierzu Tafel IX—XIV.

FERNANDEZ, MIGUEL, Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunikaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems der Tunikaten. Hierzu Tafel XV—XVIII u. 12 Figuren im Text.

EGGELING, H., Ueber die Drüsen des Warzenhofes beim Menschen. Mit 2 Figuren im Text.

Preis: 25 Mark.

J e n a,

Verlag von Gustav Fischer.

1904.

# Festschrift

zum siebenzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Rats

Prof. Dr. August Weismann

in Freiburg in Baden.

Mit 32 Tafeln und 104 Abbildungen im Text.

(Zugleich Supplement VII der „Zoologischen Jahrbücher“ herausgegeben von Dr. J. W. Spengel, Prof. in Gießen.)

**Preis: 60 Mark.**

Hieraus einzeln:

- R. Wiedersheim**, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Mit 6 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 9 Mark.
- August Gruber**, Ueber *Amoeba viridis* Leidy. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pfg.
- Alexander Petrunkevitch**, Künstliche Parthenogenese. Mit 3 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.
- Konrad Guenther**, Keimfleck und Synapis. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 2 Mark.
- Valentin Haecker**, Bastardirung und Geschlechtszellenbildung. Mit 1 Tafel und 13 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.
- E. Korschelt**, Ueber Doppelbildungen bei Lumbriciden. Mit 2 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark.
- Otto L. Zur Strassen**, *Anthracanema*. Mit 2 Tafeln und 9 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 4 Mark.
- R. Woltereck**, Ueber die Entwicklung der *Vellula* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Mit 3 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 5 Mark.
- P. Speiser**, Die Hemipterengattung *Polcytenes* Gigl. und ihre Stellung im System. Mit 1 Tafel. Einzelpreis: 1 Mark.
- August Brauer**, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Mit 3 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.
- Th. Boveri**, Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des *Amphioxus*. Mit 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark.
- Hans Spemann**, Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect. Mit 2 Tafeln und 24 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark.
- Richard Hesse**, Ueber den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 2 Mark 50 Pfg.
- L. Kathariner**, Ueber die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* v. Nordm. Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 Mark 50 Pfg.
- H. Friese u. F. v. Wagner**, Ueber die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Mit 2 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.
- August Forel**, Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Einzelpreis: 1 Mark.
- C. Emery**, Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. Mit 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 1 Mark 50 Pfg.
- E. Wasmann**, Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen und ihre Wirthe vom obern Congo. Mit 3 Tafeln. Einzelpreis: 5 Mark.
- Hubert Ludwig**, Brutpflege bei Echinodermen. Einzelpreis: 80 Pfg.
- Heinrich Ernst Ziegler**, Der Begriff des Instincts einst und jetzt. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pfg.
- J. W. Spengel**, Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Einzelpreis: 1 Mark 20 Pfg.

# Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken.

Von

**Witold Gądzikiewicz.**

Hierzu Tafel V—VIII und 6 Figuren im Text.

---

Die feinere Struktur des Herzens bei Malakostraken und bei Crustaceen überhaupt war bis jetzt sehr wenig untersucht. Zwar weist die Histologie des Herzens der höheren Formen eine ziemlich reichhaltige Literatur auf, doch hat diejenige der niederen (z. B. Leptostraken, Isopoden, Cumaceen) nur wenige Forscher beschäftigt.

Meine Arbeit habe ich mit der Untersuchung des Herzens von *Astacus* begonnen. Doch erschien nach ein paar Monaten eine Arbeit von BERGH, welche zwar nicht alle Punkte berührte, jedoch in den behandelten vollkommen mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Kurz vor Abschluß meiner Untersuchungen erhielt ich eine von S. STECKA im NUSBAUMSchen Laboratorium zu Lemberg ausgeführte Arbeit, welche die Verhältnisse des Herzens von *Astacus* klar und geradezu erschöpfend behandelt. Daher sehe ich von einer Darlegung meiner Ergebnisse, welche in diesen Punkten fast nur eine Wiederholung derjenigen STECKAS sein würden, ab. Immerhin möchte ich mir vorbehalten, in einer späteren Arbeit auf die Verhältnisse des Myocards der Decapoden zurückzukommen.

Später erst fing ich mit der Untersuchung niederer Malakostraken, nämlich der Leptostraken, Isopoden u. s. w. an. Die interessantesten und sehr verschiedenartigen Verhältnisse traf ich bei Isopoden und Amphipoden, welchen beiden Gruppen ich daher auch die größte Aufmerksamkeit schenkte. Ich habe mir vorgenommen, in dieser Arbeit nur die Resultate der eigenen Untersuchungen, sowie die sich direkt daraus ergebenden Folgerungen möglichst kurz und bündig darzulegen; Zitate und Besprechungen

über die Literatur sollen nur so viel gebraucht werden, wie zum Verständnis absolut notwendig sind.

---

Die Meeresformen, welche Herr Prof. A. LANG die Güte hatte für mich von Neapel zu beziehen, waren hauptsächlich mit Pikro-nitrat, zum Teil auch mit Sublimat fixiert. Als Fixierungs- und Erweichungsmittel für Gammarus und Porcellio habe ich HENNINGSCHE Flüssigkeit (Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XVII, 1900, p. 312) und GILSONSCHE Flüssigkeit (La Cellule, T. XIV, 1898, p. 374) benutzt; beide geben sehr gute Resultate; das Chitin ist weich und läßt sich leicht schneiden. Wo es immer nur möglich war, habe ich trotzdem die Cuticula entweder vom ganzen Körper abpräpariert (Idothea) oder das Herz allein verarbeitet. Für kleinere Objekte empfiehlt es sich auch, da das Herz direkt unter der dorsalen Cuticula liegt, nur die ventrale wegzupräparieren und das Objekt derartig beim Schneiden zu orientieren, daß das Messer des Mikrotoms zuerst auf die von der Cuticula befreite Bauchseite trifft; hierdurch wird bei etwaigem Zerreißen der dorsalen Cuticula trotzdem eine Verletzung des Herzens vermieden (Nebalia, Cuma).

Von den verschiedenen Färbungsmethoden, welche ich gebraucht habe, gibt Eisenhämatoxylin für die feineren Strukturverhältnisse unvergleichlich bessere Resultate als irgend eine andere Methode. In vielen Fällen kann sie auch für die Zellgrenzenbestimmung die Silbermethode ersetzen, wobei sie noch den Vorteil hat, im Vergleich zur Versilberung fast keine oder keine störenden Niederschläge zu geben. Verwendet wurde die HEIDENHAINSCHE Vorschrift (Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. IX, p. 204), jedoch wurde der Aufenthalt sowohl in der Hämatoxylin- wie in der Eisenlösung auf die Hälfte der vorgeschriebenen Zeit erniedrigt. Als Nachfärbung wurde Erythrosin verwendet, daneben aber auch das Pikrinsäure-Säurefuchsingemisch. Letztere Färbung scheint mir mindestens für Crustaceen als Unterscheidungsmittel zwischen Bindegewebsfasern und Muscularis vollständig wertlos zu sein. Häufig färben sich Muskelfasern rot und Bindegewebsfasern gelb, doch kommt auch das Umgekehrte vor. Von den anderen Färbungsmitteln ergab Safranin gute Erfolge. Sehr gute, dem Eisenhämatoxylin ähnliche Resultate liefert das Chromhämatoxylin nach APÁTHY (Mitt. Zool. Stat. Neapel, 1887, p. 744); es ist besonders für dickere Schnitte empfehlenswert.

---

Ich habe von allen Ordnungen der Malakostraken Repräsentanten untersucht:

- I. Leptostraca:  
Nebalia
- II. Isopoda:  
Idothea tricuspidata  
Porcellio scaber  
Praniza (Anceus)
- III. Amphipoda:  
Gammarus pulex  
Caprella acutifrons
- IV. Cumacea:  
Cuma
- V. Schizopoda  
Mysis lamornei
- VI. Stomatopoda:  
Squilla mantis.

Nicht nur zwischen einzelnen Ordnungen, sondern auch zwischen den Formen innerhalb derselben Ordnung finde ich so große Unterschiede, daß ich mindestens jede Ordnung für sich beschreiben muß.

### Leptostraca.

Ueber die histologische Struktur des Herzens bei Nebalia und bei Leptostraken überhaupt ist sehr wenig geschrieben. Nur CLAUS hat sehr wichtige Mitteilungen gemacht.

Die Herzwand besteht aus zwei scharf voneinander getrennten Lagen. Das höchste Interesse verdient die innerste, dem Lumen des Herzens zugekehrte Schicht. Sie besteht aus zwei hufeisenförmigen Faserreihen, welche sich auf der dorsalen und ventralen Seite miteinander verbinden (Fig. 6). Im einfachsten Falle besteht diese Schicht aus Ringmuskelfibrillen, welche von allen Seiten mit Sarkolemm umgekleidet sind. Die Membran desselben legt sich in viele Falten, die sehr häufig in gleichen Abständen und parallel zueinander verlaufen (Fig. 3); ähnliche Bilder hat BERGH für Aeschnalarven abgebildet, nur daß bei Aeschna die Kerne in einer einheitlichen äußeren Schicht liegen, während dieselben bei Nebalia unregelmäßig angeordnet sind.

Diese einfache Struktur ist ziemlich selten zu sehen (Fig. 2), sie findet sich nicht an einer bestimmten Stelle des Herzens, aber

doch am häufigsten in seinem vorderen Teile. An den meisten Stellen herrschen dagegen viel kompliziertere Verhältnisse, namentlich verdickt sich der dem Lumen zugekehrte plasmatische, innen vor der Muskulatur liegende Teil der Herzwand stark und bildet eine dicke innere Hülle. Bei weitgehender Verdickung kann das ganze Lumen fast bis zum Verschwinden eingeengt werden (Fig. 7). An anderen Stellen nimmt das Lumen einen ziemlich großen Raum ein, und die begrenzende innere Hülle ist mehr oder weniger mächtig (Fig. 6). Der Grund hierfür ist teilweise in dem Stadium — ob Systole oder Diastole — in welchem sich der betreffende Herzteil im Augenblick des Fixierens befand, zu suchen.

Diese innerste Hülle hat sehr viele unregelmäßig angeordnete Kerne; sehr häufig finden wir viel Kerne an einer Stelle; einige liegen in der Nähe der kontraktiven Substanz, andere sind unregelmäßig auf die ganze Breite der Hülle verteilt. CLAUS sagt über diese Schicht folgendes: „Die zahlreichen kleinen Kerne liegen der inneren, das Lumen begrenzenden Intima an, von der ich im Zweifel geblieben bin, ob dieselbe als besondere Bindegewebsmembran zu betrachten oder, was mich wahrscheinlicher dünkt, als innere sarkolemmartige Ausscheidung zu der Muskelschicht zu beziehen ist.“ Nun sehen wir aber im Längsschnitte (Fig. 1), daß diese Hülle nichts Selbständiges ist, sondern je um eine Gruppe Fibrillen kontraktiver Substanz ist ein Teil der Hülle durch eine deutliche, stark lichtbrechende Membran abgegrenzt. Bei oberflächlicher Betrachtung würde man diese durch eine Membran abgegrenzten Teile für Zellen halten, an deren Basis je Fibrillengruppen differenziert sind. Eine genauere Beobachtung zeigt aber, daß fast immer mehrere Kerne in diesen „Zellen“ vorhanden sind; ab und zu treibt ein Kern das Protoplasma höckerartig in das Herzlumen vor; an anderen Stellen hängt ein von einer Plasmazone umgebener Kern durch einen ziemlich dicken, kurzen Stiel mit der inneren plasmatischen Herzwandlage zusammen (Fig. 6, 1). Man kann alle Stadien zwischen den Höckern und den freien Blutkörperchen, welche ziemlich spärlich im Lumen zu finden sind, nachweisen. Diese Erscheinung läßt nur zwei Auffassungen zu: entweder werden die Blutkörperchen von der inneren Hülle abgespalten, oder sie verschmelzen mit derselben.

Die Kerne der Hüllzellen sind nicht alle gleichartig: einige sind sicher Muskelzellkerne; im Gegensatz zu ihnen färben sich sehr viele nur mit starken Plasmafarbstoffen (Erythrosin) (Fig. 5, 4), während andere sowohl Kern- als auch Plasmafärbung



annehmen, so daß es im Einzelfalle durchaus nicht immer möglich ist, zu entscheiden, ob es sich um einen Muskelkern oder einen jener anderen Kerne handelt. Gerade diese sich nur mit starken Plasmafarbstoffen färbenden Kerne (sie liegen häufig massenhaft in der dem Herzlumen zugekehrten Schicht) zeigen alle möglichen Größen, von Granulagröße bis zu normaler Kerngröße. Aus diesem Grunde halte ich die Auffassung, daß die Blutkörperchen von den Hüllzellen aufgenommen werden, für die richtigere. Es ist sogar möglich, die verdickte innere Hüllschicht lediglich als Verschmelzungsprodukt von Blutkörperchen aufzufassen, die sich an die Muskelzellen angelagert haben. Später können die Blutkörperchen sogar vom Plasma der Muscularis umschlossen und absorbiert werden. Die Kerne dieser Blutkörperchen gehen nach der Verschmelzung zu Grunde und lösen sich schließlich auf; die oben beschriebenen Kerne stellen, soweit sie nicht als Muskelkerne aufzufassen sind, verschiedene Stadien dieser Kernauflösung dar. Ganz ähnliche Bilder gibt DOFLEIN von der regressiven Metamorphose der Kerne der sich zur definitiven Eizelle vereinigenden Keimzellen von Tubullaria.

[Er sagt unter anderem: „Im Absterben teilen sie (die Kerne) sich häufig auf amitotischem Wege. Schließlich wird ihre Substanz assimiliert.“ Nun finde ich bei *Nebalia* ab und zu (häufiger bei anderen Formen) amitotische Teilungen bei Kernen in der Herzwand. Das Resultat derselben sind kleinere Kerne, welche alle Zeichen der Degeneration aufweisen.]

Hierdurch würde dieser komplizierte Bau der meisten Herzteile aus dem selteneren, oben genannten einfachsten, nur durch Anlagerung und Verschmelzung von Blutzellen an die Muskelzellen und Absorbierung durch letztere entstehen.

Die äußere Schicht des Herzens besteht aus sehr großen Zellen mit riesigen Kernen, die an Größe oft die gewöhnlichen Kerne um das 10-fache übertreffen. Von diesen Zellen gehen im ganzen 3—5 peripheriwärts immer dünner werdende Fortsätze aus, mittelst welcher das Herz an den umgebenden Organen aufgehängt ist (Fig. 6, 7).

An der Stelle, wo das Diaphragma das Herz berührt, ist die äußere Hülle so stark verdünnt, daß auch die innere dem Diaphragma direkt anzuliegen scheint; und zwar ist diese Stelle zugleich die Grenze zweier hufeisenförmiger Zellreihen der inneren Hüllschicht. Betreffs der Ostienklappen habe ich der CLAUSSEN'Schen Beschreibung nur hinzuzufügen, daß ihr Lippenrand nach innen

faltenartig vorspringt, so daß der durch die Ostienklappe hergestellte Abschluß geradezu noch durch eine nach einem anderen System gebaute Klappenart gesichert wird (Fig. 1).

### Isopoda.

Ueber den feineren Bau des Herzens bei Isopoden sind nur kurze Mitteilungen in verschiedenen Arbeiten vorhanden. Man findet meist nur in ein paar Worten zusammengefaßte Beobachtungen, z. B. bei PRANIZA (DOHRN): „Die Wandung des Herzens ist ziemlich dick, sie besteht aus dichten Längsmuskelfasern und ebenso dichten Ringsmuskeln, doch sind diese beiden Schichten nicht scharf gesondert.“

Vollständiger sind die embryologischen Untersuchungen. BOBRETZKY glaubt, daß die Herzwand bei *Oniscus* ontogenetisch als aus verschmolzenen Zellen zusammengesetzt erscheint, deren Grenzen sich ganz verwischen, während die ziemlich großen, oft mit vielen Kernkörperchen versehenen, voneinander bedeutend entfernten und in einer hellen Protoplasmaschicht liegenden Kerne sehr klar ins Auge fallen. Höchst interessante Beobachtungen gibt J. NUSBAUM in seiner Arbeit über die Embryologie der *Ligia oceanica*; er sagt auf p. 76 (Uebersetzung): „Auf der Fig. 80 finden wir auf der linken Seite eine platte Wand im Querschnitt aus 4 Cardioblasten zusammengesetzt, die eine regelmäßige Schicht bilden; auf der rechten Seite ist sie von 5 Cardioblasten gebildet, welche weniger regelmäßig angeordnet sind. Sie sind ziemlich eng dem mesodermalen Blatt des Intestinum angelagert, welches die epitheliale Wand des Proctodaeum umgibt, und welches aus einer Schicht platter Zellen mit verlängerten Kernen zusammengesetzt ist. Das nun folgende sehr wichtige Entwicklungsstadium zeigt: die platte Herzanlage biegt sich jederseits rinnenförmig ein und wendet sich mit dem konvexen Teil der Peripherie, mit dem konkaven dem Proctodaeum zu; die Wand der beiden platten Anlagen besteht aus 2 deutlichen Schichten; aus einer äußeren, deren hohe und mit größeren oval verlängerten Kernen versehene Zellen eine reguläre Schicht bilden, und aus einer inneren, deren anfangs in geringer Zahl vorhandenen etwas abgeplatteten Zellen mit runden oder unregelmäßig kugeligen Kernen versehen sind, die anfänglich kleiner sind, als die Kerne der äußeren Schicht.“ Diese äußere Schicht liefert nach NUSBAUM (p. 78) später die Herzmuscularis. Ueber den Ursprung der inneren Schicht sagt

er dagegen kein Wort. An anderer Stelle sagt NUSBAUM (p. 77): „Der Raum zwischen rechter und linker Herzanlage einerseits und zwischen der oberen Wand des Proctodaeums und dem dorsalen Ektoderm andererseits ist mit einer feinkörnigen Masse, welche Dotterreste enthält, erfüllt; auf jüngeren Stadien erfüllt der Dotter die ganze Leibeshöhle. In dieser Masse finden wir eine Anzahl größerer, saftiger Zellen mit deutlichen Konturen und großen runden Kernen. Wenn im folgenden Stadium die linke und die rechte Herzanlage sich nähern und die Herzhöhle bilden, bleiben diese Zellen im Herzlumen und bilden aller Wahrscheinlichkeit nach Blutkörperchen. Der Ursprung dieser Zellen ist mir nicht bekannt: ich meine, daß es entweder mesodermale Zellen oder, was wahrscheinlicher ist, umgewandelte Dotterzellen sind, welche ich mehrmals auf jüngeren Stadien und manchmal in größerer Anzahl in der Dottermasse im hinteren Körperteil, wie auch im Dotter selbst angehäuft zwischen oberer Proctodaeumwand und dorsalem ektodermalen Teil des Embryo fand (vergl. Fig. 79).“ Wenn wir diese Zellen mit den die innerste Schicht der Herzwand bildenden Zellen vergleichen, welche sich später verdicken und nach NUSBAUMS Meinung (s. unten p. 212) auch Blutkörperchen liefern, so können wir annehmen, daß die beiden Zellarten homolog sind und gleichen Ursprung haben. Auf weitere Details der Literatur werde ich im Laufe der Beschreibung meiner Untersuchungen eintreten.

Von den 3 Formen der Isopoden, welche ich untersucht habe, ist die feinere Struktur des Herzens bei *Idothea* gar nicht beschrieben; auch haben über den anatomischen Bau des Blutgefäßsystems dieser Form nur RATHKE (1820) und KOWALEVSKY (1864) Mitteilungen gemacht.

Bei allen 3 untersuchten Isopoden-Formen, doch auch bei vielen anderen untersuchten Malakostraken, ist die Herzmuskulatur nicht in Längs- und Ringmuskulatur differenziert, sondern sie besteht — wie das sehr deutlich an Längsschnitten zu sehen ist — nur aus schief verlaufenden Fasern. Auf Längsschnitten durch den rechten Teil der Herzwand verlaufen die Fasern von vorn-dorsal nach hinten-ventral, auf Schnitten durch den linken ist die Verlaufsrichtung umgekehrt. So verlaufende Muskelfasern bilden eine Art Spirale, welche sehr ähnlich der ist, welche DELLA-VALLE für das Herz bei *Gammarus* und CLAUS bei *Mysis* dargestellt haben. Auf Querschnitten sehen wir auf einer Seite des Herzens Muskelfaserquerschnitte, auf der anderen Längs- und Schiefschnitte. Ein

solches Bild kann nun den Eindruck machen, als bestände das Herz aus nicht scharf gesonderter Ring- und Längsmuskulatur, wie das auch von den meisten Autoren (N. WAGNER, DELAGE, DOHRN) angegeben wurde.

Im Bau des Herzens bietet jede der untersuchten Isopodenformen so große Unterschiede, daß ich jede Form einzeln beschreiben muß.

Bei *Idothea* besteht die Herzwand, ähnlich wie bei *Nebalia*, aus 2 Schichten, einer äußeren bindegewebigen Adventitia und einer inneren Schicht, deren Protoplasma ziemlich dicke Muskelfibrillen enthält und so Muskelfasern bildet, die gegeneinander durch Membranen abgegrenzt sind; jede Faser besteht aus 3—4 oder auch mehr nahe aneinander verlaufenden Bündeln; jedes Bündel ist vom benachbarten durch granuliertes Plasma getrennt. Jede solche kontraktile Fibrillen haltende Faser ist durch mehr oder weniger Plasmafortsätze mit benachbarten Fasern verbunden. Bei Diastole werden diese Verbindungsfortsätze so stark ausgezogen, daß ihre Fasern durch ziemlich große Abstände voneinander getrennt sind; bei Systole verkürzen sich die Fortsätze oder verschwinden auch ganz (Fig. 8), während die Fasern sich sehr verbreitern. Im Längsschnitte erscheinen die genannten Muskelfasern sehr faltig (Fig. 13), und nicht selten sind die Falten so regelmäßig und so tief in die Fasersubstanz eingeschnitten, daß es den Eindruck macht, als hätten wir es mit Resten von Zellgrenzen zu tun. In jeder solchen Faser sind die Kerne sehr unregelmäßig angeordnet und in großer Zahl und verschiedener Größe vorhanden.

Sehr häufig finden wir auch die Blutkörperchen mit der Herzwand verschmolzen; solche Verschmelzungen sind viel deutlicher als bei *Nebalia* zu beobachten, was namentlich für die Zwischenstadien gilt (Fig. 9, 11). Wir sehen, wie Blutkörperchen mit der Herzwand in Berührung kommen, und wie zwischen der Herzwand und den Blutkörperchen deutliche Grenzen zu unterscheiden sind. An vielen anderen Stellen finden wir, wie das Plasma der Wandzelle die Blutkörperchen, deren Plasmamembran noch ganz oder zum Teil erhalten ist, umfaßt. Sehr häufig sehen wir einzelne Blutkörperchen mit der Herzwand durch einen kurzen Stiel verbunden, oder auch größere oder kleinere kernhaltige Höcker von der Herzwand ins Lumen einspringen. Nicht selten finden wir auch die Blutkörperchen schon ganz durch die Herzwandzellen aufgenommen, und dann sind in deren Plasma fast ganze oder nur Reste von Blutkörperchen nachzuweisen.

Die Fasern haben, wie oben schon bemerkt, sehr viele unregelmäßig angeordnete Kerne; einige sind so groß wie Blutkörperchenkerne, andere viel kleiner. Einige dieser Kerne färben sich stark, andere viel schwächer, wieder andere so schwach, daß wir nur spärliche Reste einer Kernmembran und chromatischer Substanz bemerken können. In diesen sich am schwächsten färbenden Kernen finden wir größere oder kleinere, nur starke Plasmafarbstoffe annehmende Granula (Fig. 11, 12). Solche Granula kommen in der ganzen Breite der inneren Herzhülle vor und haben ein anderes Aussehen, färben sich auch ganz anders als die gewöhnlichen Granula. Kurz und gut, wir sehen hier sehr ähnliche Verhältnisse wie im Herzen von *Nebalia*, nur daß die Granula (Zerfallsprodukte der Kerne) bei *Idothea* nicht so groß sind. Ein sehr großer Unterschied ist noch, daß die innere Herzwand niemals so verdickt erscheint wie bei *Nebalia*. Die Verdickung durch Verschmelzung und Absorption der Blutkörperchen erreicht nur einen gewissen Grad und schreitet regelmäßig von allen Seiten fort; die Muskelfibrillen behalten hierbei ihre zentrale Lage.

Die Adventitia ist viel schwächer als bei *Nebalia* entwickelt; sie besteht aus abgeplatteten sich nicht färbenden Zellen, welche gewöhnlich kleine Kerne führen und die Muscularis vollkommen umhüllen. Sie ist immer stärker entwickelt auf den ventral-seitlichen Wänden des Herzens, wo sie ohne deutliche Grenze in das ziemlich reich in der ganzen Pericardialhöhle vorkommende Fettgewebe übergeht, welches außerdem noch die Blutgefäße besonders umkleidet.

In der Adventitia finden wir hier und da unregelmäßig angeordnete große Kerne in sehr geringer Zahl, die nicht selten so groß werden, wie die oben beschriebenen Adventitiakerne bei *Nebalia*. — Hier muß ich noch bemerken, daß ich in der inneren, dem Lumen zugekehrten Herzwand einige wenige (2—4 im ganzen Herzen) sehr große Kerne finde, welche medial im oberen Herzwandteil gelegen sind. Diese Kerne bestehen aus kleineren und größeren Chromatinkörnchen und, was mir sehr seltsam scheint, ist, daß sich um jeden Kern Granula finden, welche sich ebenfalls sehr stark mit Kernfarbstoffen färben (Fig. 14). Die Bedeutung dieser Gebilde ist mir unklar.

Jede Arterienklappe besteht bei *Idothea* (was auch bei vielen anderen Malakostraken zu sehen ist, aber bei *Idothea* viel deutlicher) aus 2 Schichten. Die dem Arterienlumen zugekehrte

Schicht wird aus der sich hier sehr stark verdünnenden innersten Lage der Arterienwand gebildet, die dem Herzlumen zugekehrte dagegen aus der inneren Herzwand, welche sich ebenfalls sehr stark verdünnt. In der letzteren Schicht findet sich kontraktile Substanz (Fig. 10). In jeder Klappe sind 1 oder 2 Kerne vorhanden.

Der Herzschlauch ist bei *Porcellio* wie bei *Idothea* und *Nebalia* aus 2 Schichten aufgebaut. Die innere Schicht besteht aus protoplasmatischer Substanz, in deren peripherem Teil einzelne Bündel kontraktiler Fibrillen verlaufen. Die Plasmaschicht, in welcher die kontraktile Substanz differenziert ist, wird nicht von Strecke zu Strecke durch eine Membran abgeteilt wie bei *Nebalia*, sondern die Zellgrenzen sind — wie dies schon BOBRETZKY bemerkt — verschwunden; immerhin finden wir im Querschnitte (Fig. 15, 16) ziemlich regelmäßige Falten der inneren und äußeren Membran, welche mehr oder weniger tief in die protoplasmatische Substanz, häufig zwischen einzelne Muskelbündel treten und wahrscheinlich als Reste von Muskelzellmembranen zu deuten sind. In der protoplasmatischen Substanz dieser Schicht finden wir innen von den Muskelfasern Kerne, welche verschiedene Größe haben. Hier sehen wir auch sehr häufig Ablagerung und Verschmelzung von Blutkörperchen mit der inneren Herzwandhülle (Fig. 15, 16, 19), welche hauptsächlich im hinteren Teil des Herzens stattfindet. In diesem hinteren Teil des Herzens (oft aber auch in anderen Herzteilen) verdickt sich die innere protoplasmatische (innen von der Muscularis gelegene) Schicht sehr, nicht selten so stark wie bei *Nebalia* (Fig. 18 v.i.). Ich glaube, mit Sicherheit behaupten zu können, daß sich die Herzwand durch mit ihr verschmolzene Blutkörperchen so stark verdickt hat, daß die Grenze zwischen beiden nicht mehr deutlich ist; an Silberpräparaten dagegen ist die Grenze nämlich an manchen Stellen noch mehr oder weniger deutlich zu unterscheiden (Fig. 17). An denselben Präparaten sieht man auch noch die Grenze zwischen manchen verschmelzenden Blutkörperchen mehr oder weniger deutlich. Die sich am deutlichsten abgrenzenden Blutkörperchen sind als solche zu betrachten, die sich am spätesten abgelagert haben, weniger deutlich sich abgrenzende haben sich früher abgelagert. Es scheint, daß eine Ablagerung schon auf ganz jungen Stadien erfolgen kann. Ist vielleicht nicht auch die von NUSBAUM bei *Ligia* beschriebene, innen von der Muscularis gelegene, sich aus Zellen zusammensetzende und meiner Meinung nach (s. oben p. 209)

den Blutkörperchen homologe Schicht nur als ein Verschmelzungsprodukt frühzeitig abgelagerter Blutkörperchen zu betrachten? Im Innern des Herzlumens treffen wir große, mit der Herzwand nicht verschmolzene Gebilde (Fig. 18), welche ganz ähnliche Struktur wie die beschriebene Verdickung der inneren Lage der Herzwand haben; sehr möglich, daß diese Gebilde ein Verschmelzungsprodukt von Blutkörperchen sind, welche mit der Herzwand noch nicht verschmolzen. Ich halte dieses Gebilde für homolog dem von Blutkörperchen gebildeten Herzkörper, welchen ich bei *Praniza* habe beobachten können; dasselbe färbt sich mit Plasmafärbstoffen nicht so stark wie die Blutkörperchen.

Die Blutkörperchen sind viel größer und haben auch viel größere Kerne als bei *Idothea*; sie besitzen sehr häufig Pseudopodien. Die Herzwandkerne sind ebenfalls viel größer als diejenigen von *Idothea*.

Die Adventitia ist, wie bei *Idothea*, eine aus abgeplatteten Zellen gebildete Membran.

Die Arterienklappen sind fast ganz ähnlich wie bei *Idothea* gebaut, nur ist die Anteilnahme der Schichten von Arterie und Herz an ihrem Aufbau nicht so deutlich ausgesprochen.

Die der innersten Herzwandlage bei *Idothea* und *Nebalia* entsprechende Schicht von *Praniza* besteht, ähnlich wie bei *Porcellio*, aus peripheren, schief verlaufenden, dichten Muskelfibrillen und einem das Lumen begrenzenden, protoplasmatischen Bestandteil, welcher Kerne einschließt. Hier sehen wir häufig, wie sich die innerste kernhaltige Schicht durch Verschmelzung mit abgelagerten und vorher untereinander verschmolzenen Blutkörperchen verdickt.

Fast bei jedem Exemplar von *Praniza* läßt sich eine Art „Herzkörper“, welcher tief ins Herzlumen vortritt und mit der ventralen Herzwand verschmolzen ist, leicht beobachten. Er besteht aus vielen eng miteinander verbundenen kernhaltigen Zellen, die jedoch noch vollkommene Selbständigkeit behalten haben (Fig. 20). Immerhin trifft man an der Uebergangsstelle des Herzkörpers in die innere Herzwand häufig Zellen, welche eine gewisse Neigung zur Verschmelzung zeigen, also die Mitte halten zwischen den Zellen des Herzkörpers und denen der inneren Schicht. Im Querschnitte kann man sehen, wie dieser Herzkörper aus Blutkörperchen gebildet ist (Fig. 21).

Die Blutkörperchen sind spindelförmig und besitzen, verglichen mit *Porcellio*, ziemlich kleine Kerne.

Wie bei *Nebalia* findet sich in der ganzen Länge des Herzens je eine mediane ventrale und dorsale Furche (Fig. 21).

Bei allen 3 beschriebenen Isopoden habe ich die ganze Herzwand in 2 Schichten geteilt: eine äußere Adventitia und eine innere, kontraktile Fasern führende Schicht. Bei allen 3 Formen existieren zwischen den Blutkörperchen und der inneren Herzwand enge Beziehungen, namentlich wird eine Verdickung der Herzwand durch Verschmelzung und Absorption der an sie abgelagerten Blutkörperchen hervorgerufen.

Ich gelange also auf Grund meiner Befunde zur entgegengesetzten Auffassung wie die, welche NUSBAUM vertritt, indem er sagt (Uebersetzung): „Besonderer Aufmerksamkeit wert ist die Tatsache, daß auf einem etwas älteren Stadium als Fig. 82 einige Kerne der inneren Schicht der Herzwand sich stark vergrößern und mit ihrem dreimal vervielfältigten Durchmesser und stark gewölbten Plasma ins Herzlumen dringen. Ich kann mir diesen Prozeß nicht erklären. Es ist möglich, daß die Zellelemente der Herzwand sich ablösen und, ins Lumen dringend, sich in Blutkörperchen umwandeln. Diese Hypothese kann gewissermaßen dadurch bestätigt sein, daß die Blutkörperchen in ihrer größten Anzahl dicht an der Herzwand in unmittelbarer Berührung mit derselben gefunden werden. Es ist mir aber nicht gelungen, diesen Prozeß genau zu beobachten.“

Wäre es nun nicht möglich, das von NUSBAUM beobachtete „Dickenwachstum“ der inneren Schicht, sowie das Vorhandensein der, verglichen mit den übrigen, stark vergrößerten Kerne, statt durch einen inneren Wachstumsprozeß der Schicht, durch eine Anlagerung und Verschmelzung von Blutkörperchen zu erklären? Nimmt man meine Beobachtungen mit hinzu, so scheinen die von NUSBAUM für seine Ansicht oben beigebrachten Gründe wohl ebenso stark für die meinige zu sprechen. Wenn die letztere aber gilt, so kann man, statt jene von NUSBAUM beschriebenen, das Plasma ins Lumen vortreibenden Kerne als sich ablösende Elemente zu betrachten, dieselben mit demselben Rechte als frühe Verschmelzungsstadien von Blutkörperchen ansehen.

---

Bei der histologischen Untersuchung des Isopodenherzens stieß ich auf folgende, wie mir scheint, mitteilenswerte anatomische Tatsache.

Aus dem vordersten Teil des Herzens tritt nicht nur die Aorta aus, sondern direkt neben ihr 2 seitliche Arterien, deren



Wände bei einigen Formen mehr, bei anderen weniger mit der Aortawand verschmolzen sind. Alle drei verlaufen (wenigstens bei *Idothea* und *Porcellio*) bis zum Kopfabschnitt.

Bei *Praniza* hat schon DELAGE alle 3 nahe aneinander verlaufenden Gefäße beschrieben. Bei *Porcellio* (N. WAGNER) und *Idothea* (RATHKE und KOWALEWSKY) wurden sie als ein einheitliches, sich später verzweigendes Gefäß dargestellt.

Bei *Porcellio* findet sich jederseits der Aorta eine Arterie, welche ein so großes Lumen wie erstere selbst hat. Alle 3 Gefäße sind vollkommen miteinander verschmolzen, so daß es an Totalpräparaten so aussieht, als handelte es sich um ein einheitliches Gefäß, wie dies N. WAGNER in der Tat annahm. Wir sehen aber auf dem Querschnitte (Textfig. 1) 3 Lumina, deren benachbarte

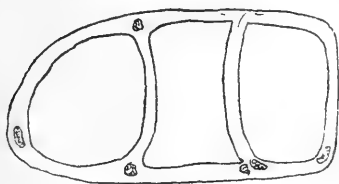


Fig. 1.

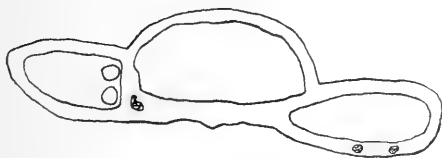


Fig. 2.

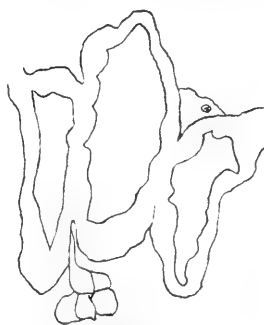


Fig. 3.

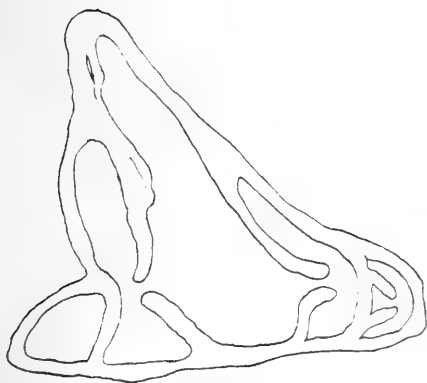


Fig. 5.

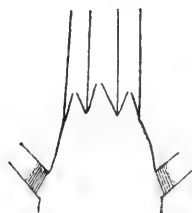


Fig. 4.



Fig. 6.

Wände eng miteinander verschmolzen sind. Die Verschmelzung der Wände ist bei Porcellio eine so intensive, daß wir nur mittelst sehr stark differenzierender Farbstoffe (Eisen-, Chromhämatoxylin) die doppelte Bildung einer Zwischenwand nachzuweisen vermögen. Die Klappen verhalten sich bei beiden seitlichen Arterien ganz so, wie bei der „Aorta“, d. h. sie stehen senkrecht zum Gefäß und bestehen aus einem rechten und einem linken Lappen. Nur wenig hinter dem Ursprung dieser 3 Hauptarterien gehen die von N. WAGNER als erstes seitliches Arterienpaar beschriebenen Gefäße vom Herzen ab (Textfig. 4, schematischer Längsschnitt).

Bei Praniza liegen die beiden mit der Aorta verschmolzenen Arterien nicht im gleichen Niveau wie dies bei Porcellio der Fall war, sondern etwas mehr ventral; sie sind dementsprechend auch nur mit den ventralen Aortaseiten verwachsen (Textfig. 2). Der Verlauf der Arterien wurde bereits von DELAGE genügend beschrieben.

Bei Idothea gehen vom vorderen Herzteil 3 Arterien aus (mittlere Aorta und 2 seitliche Arterien), hier sind sie aber nicht verschmolzen, sondern nur durch eine äußere Hülle miteinander verbunden (Textfig. 3). Die Aortaklappen sind hier wie bei Porcellio zweilappig (ein rechter und ein linker Lappen mit senkrechter Spalte nach unten, während bei beiden seitlichen Arterien die Lappen von der Anheftungsstelle mit der Aortawand schräg seitlich abwärts laufen). Gleich hinter dem Ursprung dieser 3 Arterien liegen 2 große seitliche Gefäße, welche durch RATHKE und KOWALEWSKY als erstes Paar seitlicher Arterien beschrieben wurden (Textfig. 5 und schematischer Längsschnitt Textfig. 6).

### Amphipoda.

Die Literatur über die feinere Struktur des Herzens bei Amphipoden ist viel vollständiger als bei Isopoden. Die interessantesten Mitteilungen haben DELLA-VALLE bei Gammariden, CLAUS bei Phronima, P. MEYER bei Caprella, WRZESNIEWSKI bei Gammarus und Goplana gemacht.

ORTMANN sagt in BRONNS Klassen und Ordnungen: „Als histologische Elemente für den Herzschlauch der Amphipoden ergeben sich: eine denselben innerhalb auskleidende glashelle Bindegewebsmembran mit langgestreckten Kernen, eine diese umgebende Lage von Muskelfasern und endlich eine wieder nach außen folgende strukturlose und gleichfalls sehr zarte Hülle, an

welche sich die zur Befestigung des Herzens dienenden Bindegewebsstränge inserieren.“

Höchst merkwürdig ist, daß WRZESNIEWSKI bei *Goplana polonica* und DELLA-VALLE bei anderen Gammariden im Innern des Herzlumens ein „Endothel“ beschrieben haben. Dies sind die einzigen beachtenswerten Fälle, wo bei Crustaceen von einem „Herzendothel“ die Rede ist.

Die Struktur des Herzens unterscheidet sich sehr von derjenigen der schon beschriebenen Formen. Schon auf den ersten Blick sehen wir, daß die Herzhülle sehr zart ist, im Vergleich mit der der Isopoden. An der Herzhülle kann ich nur 2 deutlich voneinander getrennte Schichten unterscheiden: eine innere Muskelschicht (welche der Muscularis + inneren Hülle von ORTMANN entspricht) und eine äußere bindegewebige Adventitia (die von ORTMANN beschriebene äußere Hülle).

Die innere Schicht (Fig. 23) besteht bei beiden Formen aus schief verlaufender, Spiralen bildender, zarter Muskulatur. Die Muscularis besteht bei *Gammarus* aus kontraktile Fasern, welche von protoplasmatischer Substanz, also von einem Sarkolemm (Fig. 22) umgeben sind. Das protoplasmatische Sarkolemm mehrerer Bündel kann teilweise verschmelzen, so daß gegen das Lumen zu noch Kerben vorhanden sind, oder es bleibt selbständig, in welchem Falle es scharfe Balken gegen das Innere des Herzens bildet. Es ist von einer sehr dünnen Membran abgegrenzt. Bei *Caprella* ist die Verschmelzung vollständig geworden, so daß das protoplasmatische Sarkolemm geradezu eine Schicht bildet, in welcher die kontraktile Substanz eingeschlossen ist (Fig. 25b). Wir können annehmen, daß hier das plasmatische Sarkolemm der einzelnen Bündel auf früheren Stadien ebenfalls getrennt war, und daß später eine Verschmelzung eintrat. Die auf embryonalen Stadien die einzelnen Muskelzellen umgebende Membran wäre dabei an der Verschmelzungsstelle verschwunden, während sie gegen das Lumen zu noch als dünne Grenzmembran erhalten bliebe. Die Muskelkerne sind im protoplasmatischen Sarkolemm bei beiden Formen nachzuweisen.

Nun kommen die interessanten, zu innerst liegenden Zellen, welcher WRZESNIEWSKI und DELLA-VALLE als „Endothel“ gedachten. Wir sehen nämlich teilweise miteinander verschmelzende, nicht an jeder Stelle vorhandene Zellen, welche ziemlich groß, wenig abgeplattet, mit kleinen rundlichen Kernen versehen sind (Fig. 24 *in bl.*). Außerdem enthalten sie einen großen oder 2—3

kleinere, stark lichtbrechende Tropfen, welche wie Fettkügelchen aussehen. Diese Zellen sind nur streckenweise miteinander mehr oder weniger verbunden; sehr häufig aber liegen sie in kleinen Gruppen von 3–4 oder mehr. Solche Zellgruppen oder einzelne Zellen liegen gewöhnlich dicht an der Herzwand; sie sind jedoch selten mit der letzteren verschmolzen, was nur für einzelne der allein liegenden Zellen gilt. Eine derartige Verschmelzung unterscheidet sich, wenn sie vorkommt, fast gar nicht von derjenigen bei Isopoden. Die gewöhnlich sehr dünne Herzwand verdickt sich an einer solchen Verschmelzungsstelle und bildet einen gegen das Herzlumen vorspringenden Höcker (Fig. 22). Die einzeln liegenden Zellen brauchen nicht der Herzwand dicht anzuliegen; sie können sich mehr oder weniger weit davon entfernt finden oder sogar ganz frei im Herzlumen schwimmen. Zellen ganz gleicher Struktur finden wir auch im Pericard; hier liegen sie entweder dicht an der Adventitia, in welchem Falle sie auch streckenweise miteinander verschmelzen können (Fig. 24 *ad. bl*) oder sie liegen ganz frei in der Höhle. Wir sehen also, daß diese Zellen gar nicht die Eigentümlichkeiten von „Endothelzellen“ besitzen, sondern daß sie ganz frei im Herzlumen oder in der Pericardhöhle schwimmen können. Diese freischwimmenden Zellen halte ich für Blutkörperchen aus dem einfachen Grunde, weil fast keine anderen Blutkörperchen im Herzlumen vorhanden sind. Das sogen. „Herzendothel“ (WRZESNIEWSKI, DELLA-VALLE) besteht aus nichts anderem als aus fetttropfenhaltigen Blutkörperchen, welche in die Herzwand abgelagert und streckenweise miteinander verschmolzen sind. Die frei flottierenden Blutkörperchen (welche in viel geringerer Menge vorhanden sind) schließen Fettkügelchen in sehr verschiedener Zahl ein; einige haben so viel wie die abgelagerten Blutkörperchen, andere viel weniger, noch andere keine oder fast keine. Hier muß ich bemerken, daß schon WRZESNIEWSKI bei *Goplana* solche fetthaltige Blutkörperchen beschrieben hat.

Bei *Caprella* finden wir keine zur Pseudoendothelbildung wie bei *Gammarus* führende Ablagerung von Blutkörperchen, nur hier und da trifft man eine Verschmelzung eines Blutkörperchens mit der inneren Herzwand; dies kommt aber ziemlich selten vor (Fig. 25a). Die Blutkörperchen sind viel kleiner und enthalten keine Fetttropfen.

Die Adventitia ist bei *Gammarus* als aus abgeplatteten bindegewebigen Zellen gebildet zu betrachten, sie bildet die ziemlich regelmäßige und solide Schicht der Herzwand (Fig. 22). Bei

Caprella ist die Adventitia viel zarter und kann an vielen Stellen fast ganz fehlen.

Nun ist sehr interessant, daß wir bei Caprella außerhalb der äußeren Hülle, und zwar auf der ganzen Herzoberfläche, abgelagerte Zellen finden, welche durch lange (nicht selten sehr lange) Fortsätze miteinander verbunden sind (Fig. 26). So verbundene Zellen bilden um das ganze Herz herum ein netzartiges Gewebe. Diese Zellen haben ziemlich große runde Kerne und körniges Plasma. Was für eine Bedeutung diese Zellen haben, ist schwer zu sagen. Vielleicht sind es Parasiten; wenigstens schreibt P. MAYER, daß solche sich im ganzen Pericard finden, nur sagt er nichts über die Fortsätze. Ich habe in geringerer Menge frei schwimmende Zellen dieser Art im Pericard gefunden, niemals aber im Herzlumen. Jedenfalls haben sie gar nichts zu tun mit den bei Gammarrus an der äußeren (und auch inneren) Herzoberfläche abgelagerten Zellen, welche, wie ich schon gesagt habe, nichts anderes als abgelagerte Blutkörperchen sind. Unter den anastomosierenden Fortsätzen dieser Zellen (bei Caprella) verlaufen einige in der Längsrichtung. An einer Anzahl der letzteren bemerkt man eine Verbreiterung, in welcher ein kernähnliches Gebilde nachweisbar ist (Fig. 26). Ob es sich hier um bloße Fortsätze der großen Zellen handelt, oder ob es selbständige Zellen sind, konnte nicht entschieden werden. In letzterem Falle kann es sich vielleicht um ähnliche Gebilde handeln, wie sie von CLAUS bei Phronima als Nervenzellen beschrieben wurden.

Höchst interessante Verhältnisse zeigen die venösen Klappen bei Caprella. Sie sind ihrem Bau nach Spalten in der Herzwand und ganz ähnlich gebaut wie die gewöhnlichen Ostien bei Crustaceen. Das Interessante daran ist, daß mit einer Lippe derselben Zellansammlungen verbunden und verschmolzen sind, deren Zellen entweder nur eng aneinander liegen oder Verbindungen miteinander eingehen. Im Längsschnitt sehen diese Ansammlungen traubenförmig aus (Fig. 27). Die Einzelzellen solcher Ansammlungen sehen ganz so aus und haben ganz ähnliche Struktur wie Blutkörperchen; das Ganze ist also als eine Ansammlung von solchen zu betrachten. Nicht an jeder Klappe sind die Ansammlungen gleich mächtig, die eine wird aus sehr vielen Zellen, die andere nur aus wenigen gebildet. Wir können diese Anlagerung durch die Tätigkeit des Herzens zu erklären suchen, dagegen spricht aber die Regelmäßigkeit ihres Vorkommens. Hingegen wissen wir nun, daß die bei gewissen Anneliden (Hirudineen) vor-

kommenden Segmentalklappen aus blutkörperchenähnlichen Gebilden aufgebaut sind (es wird behauptet, daß dieselben Blutkörperchen bilden sollen). Es scheint mir möglich, daß die Ostienklappen der Arthropoden und jene Segmentalklappen bei Anneliden homologe Gebilde sind. In diesem Falle könnte man annehmen, daß die oben genannten Anlagerungen als Ueberreste jener älteren Zustände bei Anneliden, wo die ganze Klappe aus blutkörperchenähnlichen Gebilden aufgebaut wurde, zu deuten sind.

Bei Amphipoden sehen wir, wie eine Verschmelzung von Blutkörperchen mit der Herzwand ebenfalls, wenn auch nur in geringem Umfange, vorkommt. Wenn wir bei Isopoden von den Verschmelzungsstadien und den zu Grunde gehenden Blutkörperchen absehen, so könnten wir noch im Zweifel sein, ob es sich um Ablagerung oder Abschnürung handelt. Bei Amphipoden ist kein Zweifel möglich, es kann sich nur um eine Verschmelzung handeln. Es ist absolut unmöglich, daß sich aus einer so dünnen und zarten Herzwand so große (wie z. B. bei Gammarus) Blutkörperchen bilden könnten.

#### Cumacea.

In der Literatur findet sich über die Struktur des Cumaceenherzens fast kein Wort.

Die Herzwand besteht auch hier aus 2 Schichten, einer äußeren Adventitia, welche eine ziemlich dicke bindegewebige Hülle bildet, und aus einer inneren muskelhaltigen Schicht.

Die innere Schicht besteht aus kontraktile Fibrillen, welche gruppenweise von einer granulierten protoplasmatischen Substanz (Sarkolemm) umgeben sind. Die abgegrenzten Teile der letzteren können mit ihren Nachbarteilen mehr oder weniger stark verschmolzen sein. Die Muskelkerne finden sich am protoplasmatischen Sarkolemm. Die Muskelschicht verläuft schief und bildet eine Art Spirale. Innen von der Muskelschicht finden wir große, helle, gar nicht oder nur wenig granuliert Gebilde. Die letzteren können mit dem protoplasmatischen Sarkolemm verschmolzen sein, oder, was am häufigsten der Fall ist, sie liegen nur der inneren Herzwandoberfläche an und bleiben selbständig, auch besitzen sie eine selbständige Membran. Hier sehen wir also ziemlich ähnliche Verhältnisse, wie wir bei Porcellio beschrieben haben: Verdickung der inneren Herzwand (Fig. 28) und in der Nähe der letzteren liegende Gebilde, welche eine ähnliche Struktur zeigen

wie bei *Porcellio*; nur sind diese bei *Cumaceen* sehr viel häufiger als die „Verdickungen“. — Das Verhältnis der inneren Gebilde zu den Blutkörperchen ist sehr deutlich erkennbar; wir sehen häufig, wie die letzteren mit der hellen Masse verschmelzen oder zur Verschmelzung neigen. Aus diesem Grunde und unter Berücksichtigung meiner früheren, ziemlich ähnlichen Beobachtungen bei *Porcellio* und *Praniza* können wir annehmen, daß die helle selbständige und zu innerst liegende oder mit dem plasmatischen Sarkolemm der inneren Schicht verschmolzene Lage nichts anderes als ein Blutkörperchensyncytium ist, in dem die Kerne zu Grunde gegangen sind. Die Verschmelzung dieses Syncytiums mit der *Muscularis* muß hier als das Sekundäre betrachtet werden, d. h. die Blutkörperchen verschmelzen zuerst miteinander und bilden ein Syncytium, erst dieses kann dann mit dem Sarkolemm der Muskulatur verschmelzen. Im Gegensatz zu den Blutkörperchen färbt sich das bereits ausgebildete Syncytium fast nicht; dies deutet darauf hin, daß die chemische Zusammensetzung oder die physikalische Struktur der es aufbauenden Zellen eine Aenderung erlitten hat. Das Protoplasma der Blutkörperchen enthält ziemlich viele Granula; auch die Blutkörperchen, welche mit dem Syncytium verschmelzen, sind granuliert. Innen am Syncytium finden wir hier und da noch sich schwächer färbende, schon nicht mehr mit ganz deutlichen Konturen und mit weniger Granula versehene Blutkörperchen, welche noch Reste von Kernen enthalten. Die Syncytien selbst enthalten noch stellenweise Granula, gewöhnlich aber sind sie hell und granulos.

### Schizopoda.

Das Herz ist bei *Mysis* sehr einfach gebaut. Die in der inneren Schicht des Herzens verlaufenden Muskelfibrillen sind gruppenweise durch protoplasmatisches Sarkolemm umfaßt. Das Sarkolemm benachbarter Gruppen verschmilzt und bildet in dieser Weise eine Hülle. Die Muskelkerne liegen wie bei anderen Formen im protoplasmatischen Sarkolemm. Die Muskulatur verläuft spiralig. Ablagerung von Blutkörperchen an der Herzwand ist sehr selten; es finden sich hier dementsprechend auch gar keine oder nur sehr wenige und nicht deutliche Verdickungen der inneren Herzwand, im Gegensatz zu den früher beschriebenen Formen. Fig. 29 zeigt ein solches einfach gebildetes Herz im Querschnitt. Die bindegewebige Adventitia ist voll entwickelt.

### **Stomatopoda.**

Die innere Schicht des Herzens besteht bei *Squilla* aus Muskulatur. Im vorderen verbreiterten Teil des Herzens ist die Muscularis, wie ORTMANN schon beschrieben hat, sehr reichlich entwickelt, und ihre Fasern kreuzen sich in verschiedenen Richtungen. Im cylindrischen hinteren Teil besteht der Herzschlauch nur aus schräg verlaufenden, spiralbildenden Muskelfasern.

Die Muskelfasern sind ganz anders als bei den bis jetzt beschriebenen Formen gebaut. Im allgemeinen gibt der Querschnitt durch die Faser ein ziemlich ähnliches Bild wie bei *Idothea*, nur daß bei letzterer bündelartige Gruppen kontraktiler Fibrillen in der Mitte verlaufen, während bei *Squilla* dieselben in der ganzen Breite der protoplasmatischen Substanz gelagert erscheinen (Fig. 30). Die Kerne finden sich wie bei allen anderen Formen in der protoplasmatischen Substanz.

Noch eine wichtige Eigentümlichkeit dieser Muskelschicht bei *Squilla*:

Bei allen beschriebenen Formen war die protoplasmatische Substanz, welche je eine Fibrillengruppe umgibt, mit derjenigen der Nachbargruppe entweder nur in Berührung (*Nebalia*) oder ganz verschmolzen (*Praniza*, *Cumacea* etc.).

Bei *Squilla* ist die je eine der oben beschriebenen Gruppen kontraktiler Substanz umgebende Plasmamasse an jeder beliebigen Stelle des cylindrischen Herzschlauches vollkommen selbständig, so daß eine solche Gruppe eine wohlabgegrenzte Muskelfaser darstellt, welche mit einer besonderen dünnen Membran umkleidet ist und gar nicht mit der benachbarten in Berührung kommt. Nur mit der äußeren Hülle sind die Muskelfasern in Verbindung; diese Verbindung ist aber nicht sehr eng, so daß manche Muskelfasern nur noch an gewissen Stellen ihres Verlaufes mit der Hülle in Verbindung bleiben, während die dazwischen liegenden Teile frei ins Herzlumen hineinragen (Fig. 31).

Die Gesamtheit der Muskelfasern bildet im Herzlumen ein ziemlich regelmäßiges Balkenwerk.

Zwischen den Balken finden wir Ansammlungen von Blutkörperchen.

Irgendwelche Abhängigkeit konnte zwischen den Blutkörperchen und der Herzwand nicht konstatiert werden.

Die Blutkörperchen selbst aber sehen sehr merkwürdig aus. Nämlich die Kerne und das in ihnen vorhandene Chromatin sind



nicht in allen Blutkörperchen deutlich nachzuweisen; es sind auch Blutkörperchen vorhanden, von welchen wir fast mit Sicherheit sagen können, daß sie keine Kerne haben, ferner solche, in welchen die sich nur schwach färbenden Konturen des Kernes nachzuweisen sind, aber kein Chromatin. Dieses Verhalten ließ sich auch dann feststellen, wenn die Präparate eigentlich schon überfärbt waren, wie man an den stark gefärbten Kernen der Muskelschicht und auch daran konstatieren konnte, daß das Plasma der Blutkörperchen bereits den Kernfarbstoff aufgenommen hatte (Fig. 32).

Die äußere Hülle (Adventitia) ist eine von abgeplatteten Zellen gebildete Membran. Sie ist sehr ähnlich derjenigen von Gammarus und bildet so wie dort eine vollständige Umhüllung des Herzens.

Bei einzelnen Individuen von *Squilla* findet sich im zentralen Teil des Herzschauches ein kompakter, ziemlich harter Körper, der bei näherer Untersuchung hauptsächlich als aus einer strukturellen Intercellularsubstanz bestehend sich ergibt, gegen welche die Zellen, die dieselbe abgesondert hatten, selbst an Masse sehr stark zurücktreten. Das ganze Gebilde färbt sich mit Kernfarbstoffen sehr dunkel. Bedeutung unbekannt.

### Vergleichung der Ergebnisse.

Bei allen untersuchten Formen habe ich die Herzwand aus 2 Schichten bestehend gefunden: der äußeren Adventitia und der inneren muskelhaltigen Schicht. Am interessantesten ist die innere; sie ist gewöhnlich aus zwei Bestandteilen aufgebaut, welche ihrer Entwicklung nach nichts miteinander gemein haben.

Der erste dieser Bestandteile ist die Muskulatur, welche bei den verschiedenen Formen in sehr verschiedener Weise in eine protoplasmatische Substanz eingeschlossene kontraktile Fibrillen enthält; der zweite Bestandteil sind die Blutkörperchen resp. ein Blutkörperchensyncytium, welches auch bei den verschiedenen Formen sehr differente Verhältnisse in Bezug auf die protoplasmatische Substanz der Muskulatur zeigt. Doch gibt es auch Formen, bei welchen die innere Schicht der Herzwand nur aus Muskelfasern besteht; die Blutkörperchen nehmen am Aufbau eines solchen Herzens fast keinen (*Caprella*, *Mysis*) oder gar keinen (*Squilla*) Anteil.

Die Muskulatur ist, wie gesagt, bei den von mir untersuchten

Formen sehr verschieden gebaut. Bei den einen sind die kontraktiven Fibrillen in einer allgemeinen protoplasmatischen Substanz eingeschlossen (Praniza, Porcellio, Cuma, Mysis); bei den anderen ist die protoplasmatische Substanz in parallel laufende Reihen getrennt, und je eine solche umhüllt eine Gruppe von kontraktiven Fibrillen. Im letzteren Falle können verschiedene Möglichkeiten vorliegen.

1) Jede Reihe protoplasmatischer Substanz mit eingeschlossenen inneren kontraktiven Fibrillen ist ganz von ihren Nachbarn getrennt; letztere liegen aber nahe an ihrer ihnen zugekehrten Membran (Nebalia, Fig. 1).

2) Die Reihen sind ganz voneinander getrennt und kommen miteinander gar nicht in Berührung (Squilla, Fig. 30).

3) Ein Teil des Protoplasmas jeder Reihe (basaler Teil) verschmilzt mit dem benachbarten (Idothea, Fig. 8 *pr.f.*, zum Teil auch Gammarus).

Im Falle, daß eine Gruppe von kontraktiven Fibrillen in eine scharf abgesetzte protoplasmatische Substanz eingeschlossen ist, wird letztere von einer dünnen Membran umkleidet (z. B. Fig. 1 *m.mb*); ich nannte eine so entstehende Einheit eine Muskelfaser. — Wenn aber Verschmelzungen zwischen dem Protoplasma benachbarter Reihen, also zwischen Muskelfasern, vorkommen, wie das bei *Idothea* der Fall ist, so geht die Membran an der Verschmelzungsstelle verloren.

Wir können diese Ausbildungsweise der Muskulatur erklären, wenn wir auf frühere embryologische Stadien zurückgreifen; wir wissen, daß die später die Muskulatur bildenden Zellen in Reihen angeordnet sind, in welchen jede einzelne Zelle mit den anderen derselben Reihe verschmilzt und dann kontraktile Substanz (Fibrillen) bildet. Wenn wir also annehmen, daß jede Reihe während des späteren Wachstums Selbständigkeit erhält und zu einer selbständigen Muskelfaser wird, haben wir ähnliche Verhältnisse wie bei *Squilla*. Wenn aber auf früheren Stadien das Protoplasma der Zellen von benachbarten Reihen verschmilzt, werden wir als Resultat eine allgemeine Protoplasma-masse haben, in welche die sich entwickelnden kontraktiven Fibrillen eingeschlossen sind. Bei den Formen, bei welchen ein Teil des Protoplasmas der Muskelfasern mit den benachbarten verschmilzt (*Idothea*), können wir annehmen, daß auf früheren Stadien auch nur eine teilweise Verschmelzung stattfand.

Wie ich schon gesagt habe, ist jede einzeln liegende Muskelfaser

(*Squilla*, *Gammarus*) mit einer Membran umkleidet; diese Membran können wir als Rest der Zellmembranen der früheren muskelliefernden Zellen betrachten; wenn aber auf früheren Stadien auch die benachbarten Reihen der Muskelzellen miteinander verschmelzen und einen allgemeinen Protoplasten bilden, so verlieren sie an der Verschmelzungsstelle die Membran, während diese sich auf der freien Oberfläche gegen das Lumen und die Adventitia zu erhalten muß, was wirklich bei *Praniza*, *Porcellio* etc. der Fall ist. Die dem Lumen zugekehrte Membran kann ich als Basalmembran („Intima“) bezeichnen. Bei *Porcellio* sind die in die protoplasmatische Substanz von der oberflächlichen Membran eindringenden Falten als Rest der Membran zwischen den einzelnen Reihen der embryonalen Muskelzellen zu betrachten.

Die Lagerung der Fibrillen ist bei den Formen mit scharf differenzierten Muskelfasern innerhalb der einzelnen Faser sehr verschieden: bei *Nebalia* liegen sie peripher und einschichtig an der der Adventitia zugekehrten Wand der Faser; bei *Idothea* findet sich zentrale Lagerung; bei *Squilla* sind sie unregelmäßig, immerhin aber parallel im ganzen Protoplasma verteilt.

Die Blutkörperchen, welche den zweiten Bestandteil der inneren Schicht der Herzwand bilden, variieren sehr bei verschiedenen Formen.

Bei *Nebalia* sehen wir, wie die Blutkörperchen mit dem Protoplasma (Sarkolemm) der Muskelschicht verschmelzen und dort zu Grunde gehen; als Produkt solcher Verschmelzung erhält sich die „Verdickung“ der im Inneren von den kontraktilen Fibrillen gelagerten protoplasmatischen Substanz. Bei *Idothea* sind die Verhältnisse ziemlich ähnlich, nur geht hier die „Verdickung“ an fast allen Seiten der kontraktilen Fibrillen regelmäßig vor sich und hält sich innerhalb engerer Grenzen. In beiden Fällen dringen die Blutkörperchen durch die Membran der Muskelfasern und gehen erst im Inneren der letzteren zu Grunde. Wie es scheint, gehen bei anderen Formen die Blutkörperchen nur zum Teil durch die Membran der Muskelfasern; der größte Teil aber bildet Ansammlungen und Verschmelzungen außerhalb dieser Membran (also frei im Herzlumen). Bei *Praniza* behalten diejenigen Blutkörperchen, welche zu dem herzkörperähnlichen Gebilde zusammentreten, Zellcharakter, da die Grenzen zwischen ihnen noch deutlich zu beobachten sind.

Die Verschmelzung zwischen diesen aus Blutkörperchen gebildeten Ansammlungen geht viel weiter bei *Porcellio*; hier sind

schon die Grenzen zwischen den verschmelzenden Blutkörperchen fast gar nicht mehr zu sehen, und ihre Kerne verschwinden ebenfalls. Sehr ähnliche Verhältnisse wie bei letzterer Form finden wir bei den Cumacea. Bei allen 3 Formen können auch einzelne Blutkörperchen oder Blutkörperchenansammlungen resp. -syncytien mit dem inneren Teil der allgemeinen protoplasmatischen Substanz der Muscularis verschmelzen. Bei Caprella und Mysis kommt die Verschmelzung der Blutkörperchen nur in sehr geringer Menge vor. Auch bei Gammarus ist die Verschmelzung mit dem Protoplasma der Muskelfasern weit geringer, wir finden aber (wie ich schon im beschreibenden Teil besprochen habe) noch eine von Blutkörperchen gebildete, ziemlich regelmäßige Hülle, welche den Eindruck eines „Endothels“ macht, als welches sie auch von den Autoren (WRZESNIEWSKI, DELLA-VALLE) beschrieben wurde. Von einem im Inneren des Herzens liegenden echten Endothel ist bei allen untersuchten Formen keine Rede.

Auf Grund der oben dargelegten Ergebnisse kann ich ganz bestimmt behaupten, daß alle diese im Inneren des Herzens vorkommenden Gebilde homolog sind und ähnlichen Ursprung haben; sie sind abgelagerte und veränderte Blutkörperchen.

Bei anderen Klassen des Tierreiches finden sich zu innerst im Herzen auch sehr verschiedenartige Gebilde (sog. „Endothel“ etc.). LANG sagt darüber in seinen „Thesen über den phylogenetischen Ursprung des Blutgefäßsystems der Anneliden“ (These 16): „... Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein meist diskontinuierliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist.“ Manche Autoren halten diese Gebilde wie ich für Ablagerungen der Blutkörperchen. Als Beispiel nenne ich die Untersuchungen von BERGH an Lumbricus. Er sagt: „... Was die Autoren als solches (als Endothel) beschrieben haben, sind der Intima anhängende Blutkörperchen (vielleicht auch Zellen der Klappen), oder es sind als Zellgrenzen die Grenzen zwischen den nicht zelligen, faser- oder bandartigen Gebilden im Bindegewebe aufgefaßt worden.“

Mein Freund V. FRANZ hat im hiesigen Laboratorium über die feinere Struktur des Herzens bei Arachnoideen gearbeitet; er hat auch eine enge Beziehung zwischen Blutkörperchen und dem inneren Teil der Herzwand (Muskelschicht) festgestellt, aber er faßt diese Abhängigkeit durchaus umgekehrt als ich auf. Er nimmt als wahrscheinlicher an, daß die Blutkörperchen sich nicht

an der Herzwand ablagern, sondern sich im Gegenteil von der letzteren abschnüren. Die Präparate, welche derselbe mir gezeigt hat, sprechen allerdings für seine Meinung, soweit die Arachnoideen in Betracht kommen. Ueber die gegen seine Meinung sich ergebenden Einwände hat er sich bereits selbst ausgelassen.

Bei Malakostraken aber ist es aus den in den entsprechenden Abschnitten angeführten Gründen (Leptostraken, Isopoden, Amphipoden) absolut unmöglich, von einer Abschnürung von Blutkörperchen von der Herzwand zu sprechen; es kann sich nur um eine Anlagerung derselben handeln.

Die zweite äußere Schicht der Herzwand, die Adventitia, ist als bindegewebige Membran zu betrachten. Sie ist bei den verschiedenen untersuchten Formen in sehr verschiedener Art gebaut. Bei *Nebalia* sind die Zellen sehr groß und enthalten sehr große Kerne; bei anderen Formen sind Zellen und Kerne viel kleiner. Bei manchen Formen (*Gammarus*, *Squilla*) können wir von einer durch eine abgeplattete einschichtige Zelllage gebildeten Membran sprechen. Bei vielen anderen Formen dagegen ist die Adventitia aus einer mehrschichtigen Lage von Bindegewebszellen gebildet. Wie mir scheint, haben in diesem letzteren Falle nicht alle die Schicht bildenden Zellen den gleichen Ursprung. Wir wissen, daß sich im Cölom (also im Pericard) ein weißes flockiges Gewebe (eine Art von Chylus?) in bedeutender Menge findet. Wie schon RATHKE (1820) bei *Idothea* beschrieben hat, ist es in sehr großen Massen ums Herz herum abgelagert. Die scharfe Grenze zwischen diesem Gewebe, welches am fixierten Objekt von ziemlicher Festigkeit zu sein scheint, und der echten Adventitia ist nicht leicht festzustellen.

### Zusammenfassung der Resultate.

1) Der Herzschlauch der Malakostraken besteht eigentlich nur aus 2 Schichten: einer inneren Muscularis und einer äußeren Adventitia. Ein Endocard ist nicht vorhanden.

2) Die innere Muskelschicht ist bei *Nebalia* in nahe aneinander liegende Muskelfasern differenziert, deren jede eine selbständige Membran erhält. Die Fibrillen liegen peripher im Protoplasma der Muskelfasern.

3) Bei *Idothea* nehmen die Muskelfibrillen eine zentrale Lage ein, jede Muskelfaser erhält eine selbständige Membran, nur der

periphere (der Adventitia zugekehrte) Teil des Protoplasmas ist mit dem der benachbarten Fasern verschmolzen.

4) Bei Porcellio, Praniza, Cuma, Mysis sind die kontraktile Fibrillen in eine allgemeine protoplasmatische Substanz eingeschlossen.

5) Bei Gammarus ist das Protoplasma der Muskelfasern zum Teil mit dem benachbarten verschmolzen, zum Teil getrennt.

6) Bei Squilla sind die Muskelfasern ganz von den benachbarten getrennt; jede hat eine selbständige Membran und in jeder liegen die kontraktile Fibrillen auf dem ganzen Querschnitt zerstreut.

7) Bei Nebalia lagern sich die Blutkörperchen an die innere Schicht, verschmelzen mit derselben und bilden unregelmäßige, nicht selten geradezu gewaltige „Verdickungen“ der protoplasmatischen Substanz (Sarkolemm) der Muskelfasern, welche dem Lumen zugekehrt ist.

8) Bei Idothea ist die „Verdickung“ regelmäßiger und weniger ausgesprochen; sie umgibt die Fibrillen allseitig.

9) Bei Porcellio sind die Blutkörperchen entweder einzeln mit dem Protoplasma (Sarkolemm) der Herzmuscularis verschmolzen, oder sie bilden helle, kernlose Syncytien, welche entweder frei an der Herzwand liegen oder mit ihr verschmelzen.

10) Bei Praniza bilden die Blutkörperchen Ansammlungen, eine Art von „Herzkörper“, in welchen sowohl Kerne wie auch Zellmembranen vorhanden sind.

11) Bei Gammarus kommt fast keine echte Verschmelzung der Blutkörperchen mit der Herzmuscularis vor, aber die Blutkörperchen lagern sich ziemlich regelmäßig an der Herzwand ab, verschmelzen miteinander und bilden in dieser Weise ein „Pseudothel“.

12) Bei Caprella zeigt die Herzwand einen sehr einfachen Bau, keine Ablagerung von Blutkörperchen und nur in sehr geringer Menge eine Verschmelzung derselben mit der Herzwand.

13) Bei Cuma finden sich ziemlich ähnliche Verhältnisse wie bei Porcellio; nur daß die von Blutkörperchen gebildeten hellen, gewöhnlich kernlosen Syncytien meist nicht mit der Herzwand verschmelzen.

14) Bei Mysis und Squilla findet sich fast keine Ablagerung oder Verschmelzung von Blutkörperchen.

15) Bei den Formen, bei welchen kontraktile Fibrillen in der allgemeinen protoplasmatischen Substanz (Sarkolemm) eingeschlossen sind, ist die das Lumen innen abgrenzende Membran

eine Basalmembran („Intima“); sie ist homolog mit der Membran bei anderen Formen (*Nebalia*, *Squilla* etc.), die die einzelnen Fasern umhüllt.

16) Die Muskelfasern resp. die Fibrillen in der allgemeinen Muscularis verlaufen gewöhnlich schräg, eine Art Spirale bildend, wenigstens ist dies bei *Gammarus*, *Porcellio*, *Praniza*, *Squilla*, *Idothea*, *Mysis* ganz bestimmt der Fall.

17) Die Arterienklappen bestehen aus 2 Schichten, eine zur Herzwand, die andere zur Arterienwand gehörig, sie bilden also eine Falte.

18) Die äußere Hülle — Adventitia — besteht bei *Nebalia* aus sehr großen Zellen mit riesigen Kernen, bei *Gammarus* und *Squilla* bildet sie eine zellige Membran.

Für die folgenden Punkte fehlt mir vorläufig eine bestimmte Erklärung.

19) Die Venenklappe besteht bei *Caprella* aus zelligen Gebilden, unter welchen einzelne durchaus Aehnlichkeit mit Blutkörperchen zeigen.

20) Außen am Herzen finden sich bei *Caprella* Zellen, welche durch lange Fortsätze miteinander anastomosieren und ein Netzwerk um das Herz bilden.

21) Bei *Idothea* finden sich in der inneren protoplasmatischen Schicht sehr große Kerne, welche nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind.

22) Manche unter den Blutkörperchen von *Squilla* besitzen, wie es scheint, keine Kerne.

---

Die vorliegende Arbeit wurde von S.S. 1902 bis und mit S.S. 1903 im Zoologisch-Vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich auf Anregung von Herrn Professor A. LANG ausgeführt. Es sei mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. A. LANG und Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen, jenem für das warme Interesse, welches er der Arbeit stets entgegenbrachte, vor allem aber für die unschätzbare Anregung; diesem dagegen vor allem für seine vielfachen Ratschläge und tatkräftige Unterstützung beim technischen Teil derselben.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Zweite Mitteilung. Anatomische Hefte, Bd. XV, Heft 3, 1900.
- 2) — Beiträge zur vergleichenden Histologie. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anatomische Hefte, Bd. XIX, Heft 2, 1902.
- 3) BOBRETZKY, N., Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. XXIV, 1874.
- 4) CLAUS, C., Der Organismus der Phoronimiden. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. II, Heft 1, 1879.
- 5) — Ueber Herz und Gefäßsystem der Stomatopoden. Zool. Anzeiger, 1880.
- 6) — Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomatopoden. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. V, 1884.
- 7) — Zur Kenntnis der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. V, 1884.
- 8) — Ueber Herz und Gefäßsystem bei Hyperiden. Zoolog. Anzeiger, 1879.
- 9) — Ueber den Organismus der *Nebalia* und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. VIII, H. 1, 1888.
- 10) DELAGE, S., Appareil circulatoire des Crustacés Edriophthalmes marins. Arch. de Zool. exp. et génér., T. IX, 1881.
- 11) DELLA-VALLE, A., Gammarini del Golfo di Napoli. 20 monographie, 1893.
- 12) DOFLEIN, Die Eibildung bei *Tubularia*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXII, 1897.
- 13) DOHRN, A., Entwicklung und Organisation von *Praniza* (Anceus). Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XX, 1869.
- 14) — Zur Naturgeschichte der Caprellen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XVI, 1866.
- 15) — Ueber den Bau und Entwicklung der Cumaceen. Jenaische Zeitschr. für Med. u. Naturw., Bd. V, 1870.
- 16) FRANZ, VICTOR, Ueber die Struktur des Herzens etc. bei Spinnen. Zoolog. Anzeiger, Bd. XXVII, 1904.
- 17) HAECKEL, E., Ueber die Gewebe des Flußkrebsses. MÜLLERS Archiv für Anatomie, 1857.
- 18) HUXLEY, Der Krebs, Leipzig 1881.



- 19) KOWALEWSKY, A., Anatomie der Meerassel (*Idothea entomon*). Arb. d. Naturforscherg. St. Petersburg, Bd. I, 1864 (russisch).
  - 20) LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena 1903.
  - 21) LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, 1857.
  - 22) — Bau der Arthropoden. Archiv f. Anatomie u. Physiol., 1855.
  - 23) MAYER, P., Die Caprelliden. 6. Monographie, 1882.
  - 24) NUSBAUM, J., Materyaly do embryologii i histologii rownonogow, Krakau 1893 (polnisch).
  - 25) — L'embryologie de Mysis Chamaeleo. Archives de Zool. expér. et générale, Sér. 2, T. V., 1887.
  - 26) — L'Embryologie d'*Oniscus murarius*. Zool. Anzeiger, 1886.
  - 27) ORTMANN, BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Malacostraca, Bd. V, Abt. II.
  - 28) RATHKE, Anatomie der *Idothea*. Neueste Schriften d. Naturf. Gesellsch. in Danzig, Bd. I, Heft 1, 1820.
  - 29) SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902.
  - 30) STECKA, S., Przyczynek do anatomii serca raka rzecznego (*Astacus fluviatilis*). (Contribution à l'anatomie du cœur chez l'écrévisse.) Kosmos, Bd. XXVIII, Lemberg 1903 (polnisch).
  - 31) WAGNER, N., Recherches sur le système circulatoire et les organes de la respiration chez le Porcellion élagi. Annal. d. Scienc. nat., Sér. 5, Zool., T. IV, 1865.
  - 32) WRZESNIOWSKI, Vorläufige Mitteilung über Amphipoden. Zool. Anzeiger, 1879.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

- ad* äußere Herzhülle (Adventitia)  
*ad.bl* der Adventitia angelagerte, unter sich verschmelzende Blutkörperchen  
*ad.k* Adventitiakerne  
*a.kl* Arterienteil der Klappe  
*an.bl* der inneren Herzwand angelagerte Blutkörperchen  
*bl* Blutkörperchen  
*bl.k* Blutkörperchenkerne  
*bl.sy* Blutkörperchensyncytien  
*bl.v.sy* mit Syncytien verschmelzende Blutkörperchen  
*c.f* kontraktile Fibrille  
*d.bl* degenerierte Blutkörperchen (resp. Blutkörperchenkerne)  
*h.k* Ansammlungen und Verschmelzungen von Blutkörperchen, „Herzkörper“  
*h.kl* Herzteil der Klappe  
*ih* innere Herzhülle  
*in.bl* innen der Herzwand angelagerte, unter sich verschmelzende Blutkörperchen  
*m.f* Muskelfasern  
*m.k* Muskelkerne  
*m.mb* die protoplasmatische Substanz der Muskelfasern umhüllende Membran  
*p.s* protoplasmatische Substanz (Sarkolemm)  
*pr.f* Protoplasmafortsätze zwischen Muskelfasern  
*r.ad.k* Riesenerne der Adventitia  
*v.bl* mit dem Protoplasma der Muscularis verschmelzende Blutkörperchen  
*v.i* Verdickung der inneren protoplasmatischen Substanz der Muscularis  
*z.b* Zerfallsprodukte von Blutkörperchenkernen

### Tafel V.

Fig. 1. *Nebalia*: Längsschnitt durch das Herz. Safranin-Pikrinsäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII. Aus mehreren Schnitten kombinierte Zeichnung.

Fig. 2. Querschnitt durch einen nicht verdickten Herzteil. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Leitz Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 3. Schnitt durch die Herzmuscularis; Sarkolemm eine regelmäßig gefaltete Schicht bildend. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 2000 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch einen verdickten Herzteil, in welchem die Blutkörperchenkerne zu Grunde gehen. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1600 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch das Herz. Degeneration der mit der Herzwand verschmolzenen Blutkörperchenkerne. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1000 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Herz. Boraxkarmin-Pikrinsäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Herz mit verdickter innerer Schicht. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

#### Tafel VI.

Fig. 8. *Idothea*: Querschnitt durch einen Herzteil bei Diastole. Chromhämatoxylin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 9. Querschnitt von Herzteilen. Verschiedene Stadien der Verschmelzung der Blutkörperchen mit der protoplasmatischen Substanz der Muskelfasern. Häkalaun-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Herzteil sowie durch eine seitliche Arterienklappe: Herz in Systole. Häkalaun-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 11. Längsschnitt durch die innerste Herzscheidewand; in Plasma verschiedene Stadien von Blutkörperchen, welche zerfallen. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 960 : 1.

Fig. 12. Verschiedene Stadien von Blutkörperchen resp. Blutkörperchenkerne, welche zu Grunde gehen. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 960 : 1.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Herzmuscularis. Häkalaun-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 14. Riesenkern im Innern der protoplasmatischen Substanz des Herzens. Häkalaun-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 15. *Porcellio*: Querschnitt durch einen Herzteil. Boraxkarmin-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

#### Tafel VII.

Fig. 16. *Porcellio*: Querschnitt durch einen Herzteil. Boraxkarmin-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Herzwand. Silbernitrat-Ameisensäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 18. Querschnitt durch das Herz. Chromhämatoxylin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 0, Obj. VII.

Fig. 19. Querschnitt durch einen Herzteil und durch eine seitliche Arterienklappe. Boraxkarmin-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 20. Praniza: Längsschnitt durch das Herz mit einem „Herzkörper“. Safranin-Pikrinsäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 21. Querschnitt durch einen Herzteil an einer Stelle, an welcher sich ein Herzkörper aus sich an der Herzwand ablagernden Blutkörperchen bildet. Boraxkarmin-Pikrinsäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 22. Gammarus: Querschnitt durch ein Herz. Hämatoxylin-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 23. Längsschnitt durch die Herzmuscularis. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Zeichenapparat. Leitz Ok. 3, Obj. VII.

#### Tafel VIII.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Herzwand. Hämatoxylin-Orange. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 25a. Caprella: Querschnitt durch einen Herzwandteil. b Längsschnitt durch einen Herzwandteil. Safranin-Pikrinsäure. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 26. Tangentialschnitt durch das Herz, mit Zellen, welche außen um dasselbe ein Netzgeflecht bilden. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 27. Längsschnitt durch die Herzwand und durch ein venöses Ostium. Safranin-Pikrinsäure. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 28. Cuma: Querschnitt durch einen Herzteil. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 29. Mysis: Querschnitt durch einen Herzteil. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 30. Squilla: Längsschnitt durch die Herzwand. Eisenhämatoxylin. Zeichenapparat. Leitz, Ok. 1, Obj. VII.

Fig. 31. Querschnitt durch die Herzwand. Eisenhämatoxylin. Leitz, Ok. 3, Obj. VII.

Fig. 32. Kernlose Blutkörperchen. Eisenhämatoxylin-Erythrosin 1500 : 1.

# Ein weiterer Beitrag zur Morphologie des Zwerchfelles.

Von

Dr. W. v. Gößnitz,

zweitem Assistenten der medizinischen Poliklinik zu Jena.

Mit einer Figur im Text.

Ein Zufall führte mir kurz nach Veröffentlichung der ersten 6 Fälle von angeborenem Zwerchfellddefekt <sup>1)</sup> einen weiteren Fall zu, der durch einige Besonderheiten der Mitteilung wert erscheint.

## Vorgeschichte.

Die Vorgeschichte des Falles ist folgende:

Das 3-jährige Töchterchen Gertrud K. eines hiesigen Arbeiters erkrankte am 15. Mai 1904 ohne nachweisbaren Grund an Uebelkeit und Verstopfung.

Die Untersuchung in der hiesigen medizinischen Poliklinik (Journ.-No. 441, 1904) am 16. Mai früh (Prof. MATTHES) ergab negativen Befund; da das Kind blühend aussah und am Körper keine Veränderungen konstatiert wurden, maßen wir der Erkrankung keine

---

1) A) Sechs Fälle von linksseitigem Zwerchfellsdefekt. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XXXVIII, 1903, p. 619—672, 13 Textfiguren, dazu B) Beitrag zur Diaphragmafrage. Jenaische Denkschriften, VII, 1901, p. 207—262, 2 Doppeltafeln. Im Anschluß an die Untersuchungen und Literaturstudien beider Arbeiten, die mir Daten gaben über die Gestaltung des Diaphragmas und seiner Innervation bei allen Säugetierklassen, fühle ich mich veranlaßt zu einer oft ventilierten Frage Stellung zu nehmen. Die sonst vielfach voneinander abweichenden Säugetierstämme stimmen in diesem sich so kompliziert anlegenden und ihnen ausschließlich eigentümlichen Organe fast einförmig überein, wie gerade der Vergleich der Monotremen und Primaten lehrt. Hierin glaube ich eine weitere wichtige Stütze für die Auffassung eines monophyletischen Ursprungs der Säugetiere zu erblicken.

große Bedeutung bei und verordneten neben Diät und Kinderpulver Einläufe.

Am 17. Mai sprach die Mutter mit dem Kinde von neuem vor, da immer noch kein Stuhl eingetreten war und die Uebelkeit zugenommen hatte. Das Aussehen des Kindes war etwas schlechter; die Untersuchung berücksichtigte eine eventuelle Blinddarm-entzündung oder äußere Hernien ohne irgend ein Resultat; eine innere Hernie wurde wohl vermutet, es fand sich jedoch kein Anhalt dafür.

Ich selbst habe das Kind nicht gesehen.

Leider entzog sich dann die Krankheit unserer weiteren Beobachtung; wir hörten erst vom Exitus wieder. Die Mutter erzählte nachträglich, das Kind sei im Bette verblieben, habe dabei die linke Seite geschont, sich herumgeworfen, wäre öfters aufgesprungen; dabei sei mehrmals Erbrechen eingetreten. Am 18. Mai wäre der Leib stark angeschwollen, das Erbrechen und die Krämpfe hätten zugenommen. Das Kind hätte sich und andere in die Hände gebissen, mit dem Kopf gegen das Bett geschlagen und sei schließlich bei seit 2 Tagen vermehrtem, quälendem Durste und heftigen Zuckungen am Abend verschieden.

### Sektion.

Die Sektion wurde am 20. Mai durch Herrn Geheimrat W. MÜLLER vorgenommen. Vor der Eröffnung der Leiche klopfte dieser die erweiterte linke Thoraxhälfte ab und konstatierte in den hinteren und seitlichen Partien tympanitischen Schall; er vermutete hiernach einen Pneumothorax oder die Anwesenheit lufthaltiger Organe (Därme) in der Brusthöhle. Die Sektion bestätigte die letztere Annahme; es fand sich eine eingeklemmte falsche Hernie der linken Zwerchfellhälfte mit einer Bruchpforte an der BOCHDALEKSchen Stelle. Das ganze Zwerchfell mit den Organen des Mediastinums sowie den Ursprüngen der beiden Zwerchfellnerven wurde sorgfältig herauspräpariert und zugleich mit einer Abschrift des Sektionsprotokolls von Herrn Geheimrat MÜLLER mir zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm hier meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Das Sektionsprotokoll lautet:

Proportioniert, wohlgenährt; Haar hellblond, Pupillen mittelweit, gleich, Iris braun. Milchgebiß. Thorax links oben stärker gewölbt als rechts. Bauch flach gewölbt. Hymen blaurot, After glatt, Haut bleich.

Unterhautfett 16 mm. Muskeln schlaff. Bei Eröffnung der linken Pleurahöhle entweicht Gas infolge Verletzung des Magens, welcher in der linken Pleurahöhle liegt. Die linke Lunge das obere innere Sechstel der linken Pleurahöhle einnehmend, ihre basale Fläche nach vorn gewendet. Der ganze Unterlappen klein, rotbraun, ebenso der zungenförmige Anhang des Oberlappens, dessen oberer vorderer Teil rötlich-gelb, lufthaltig ist. Der Herzbeutel fast in

der Mittellinie linkerseits abschneidend, überwiegend zugleich mit dem Herzen auf der rechten Brustseite gelegen. Die rechte Lunge von normaler Größe und Lage, frei. Im Zwerchfell linkerseits hinten-unten eine größere, mit glattem, weißlichem Rand versehene Lücke, durch welche der Magen, die Milz und eine kurze Schleife der Flexura lienalis coli mit dem größten Teil des Netzes in die linke Pleurahöhle verlagert sind. Die Leber groß, Gallenblase frei. Der linke Leberlappen an seinem lateralen Ende oberhalb der Lücke im Zwerchfell gegen die untere Fläche umgebogen. Die Subserosa des Coecum, des Mesocolon und der linksseitigen Bauchwand weiß, glatt, emphysematös. Wurmfortsatz 68 mm.

In der rechten Lungenarterie flüssiges Blut. Ober- und Mittel-lappen dunkel-braunrot, lufthaltig. Unterlappen dunkler braunrot, lufthaltig, mäßig ödematös. Bronchien blaßgrau, glatt. Lungenarterie glatt. Bronchialdrüsen klein, blaßrot. In der linken Lungenarterie flüssiges Blut. Oberlappen in dem oberen Drittel lufthaltig, sonst wie der Unterlappen graubraun, komprimiert, luftleer.

Milz klein, Kapsel zart, Substanz hell-braunrot, etwas derb.

In der Gallenblase eine mittlere Menge schwarzgrüner Galle, Schleimhaut zart.

Leber etwas groß, Kapsel zart, Substanz mittelfest, braunrot, Läppchen deutlich.

Das Mesenterium der in der Pleurahöhle liegenden Schleife des Quercolon mit einer größeren Zahl schwarzblauer linsengroßer Blutaustritte versehen.

Im Magen spärlich braunroter dünnschleimiger Inhalt. Pankreas mäßig groß, blaß-bläulichrot. Orangegelber dünnbreiiger Inhalt im Duodenum. Spärlich blaßgrauer breiiger Inhalt im ganzen Dünndarm. Im Coecum und Colon spärlich blaßgelber breiiger Kot, die Schleimhaut längs der Mesenterialsuggilation scharf abgesetzt bläulichrot, sonst bleich und glatt.

Rechte Nebenniere mäßig groß, bleich. Rechte Niere mäßig groß, fötal gelappt, Kapsel zart, Substanz mittelfest, hell-braunrot, Zeichnung deutlich, Becken und Kelche bleich und glatt. Linke Nebenniere wie die rechte, ebenso die rechte Niere.

In der Harnblase spärlich blaßgrauer, klarer Harn, Schleimhaut bleich und glatt. Im Rectum dünnbreiiger Kot, Schleimhaut bleich und glatt. Vagina bleich und glatt. Uterus klein, bläulichrot. Ovarien langgestreckt, bläulichrot.

Zusammenfassung: Kleiner linksseitiger Zwerchfelldefekt auf der äußeren hinteren Seite; vorgefallenen Magen, Milz, größter Teil des Netzes und eine kurze Schleife der Flexura lienalis coli in beginnender Gangrän. Kompression des Unterlappens und der Lingula der linken Lunge. Dextrocardie.

An dem herausgenommenen Präparate wurde zuerst die Innervation festgestellt. Beide Phrenici hatten Ursprünge, die sich mit dem normalen Befunde decken: r. Stamm v. C<sub>4</sub>, direkte

Anastomose mit  $C_5$ , ein sehr zarter Faden von  $C_3$ , 1. Stamm von  $C_4$ , von der  $C_5$ -Wurzel des Subclavius caudal von der Vena subclavia einen Verbindungszweig, der außerdem eine Anastomose mit dem Stamm und dem Sympathicus aufwies. Ein weiterer Sympathicuszuwachs löste sich dann in 3 Zweigen zur Versorgung der Pleura pericardiaca ab.

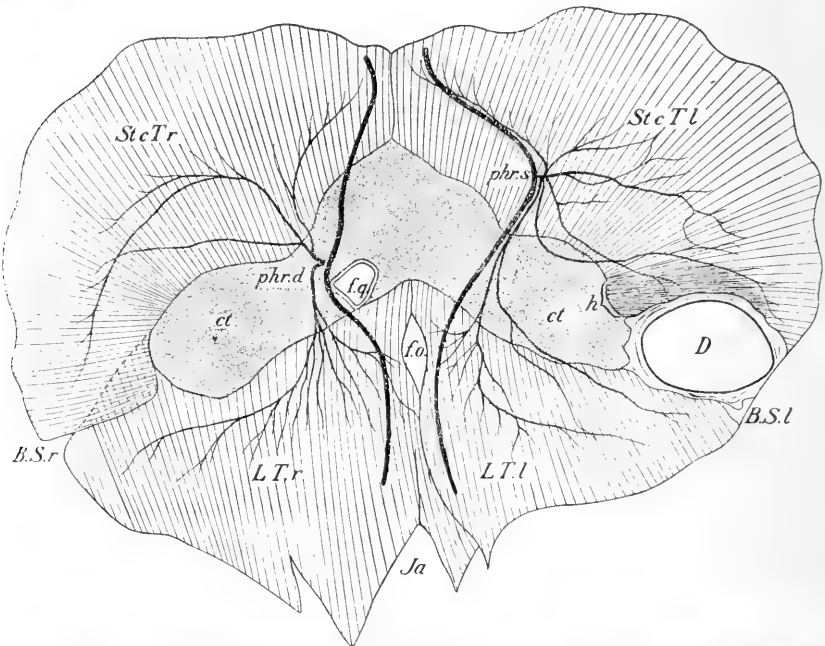


Fig. 1. Das ausgebreitete Zwerchfell von der Unterseite gesehen. *D* Stelle des Defektes, *StcTl*, *r* Sternocostalteil der Muskulatur links und rechts, *LTr*, *LTl* Lumbalteil der Muskulatur links und rechts, *B.S.l*, *B.S.r* BOCHDALEKSche Stelle links und rechts, *phr.s*, *phr.d* linker und rechter Nervus phrenicus, *f.o* Foramen ösophageum, *f.q* Foramen quadrilaterum, *Ja* Incisura aortica, *ct* Centrum tendineum, *h* hypertrophische Zone der Muskulatur. Die Herzbeutel- und Mittelfellverwachsung ist durch eine dicke Kontur dargestellt. ( $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.)

Auch in der Beschaffenheit, in der Stärke und der Festigkeit der Nerven war keine Besonderheit.

Die Verteilung in der Zwerchfellmuskulatur war rechts normal, links nur, entsprechend der geringen Zurückdrängung der Muskulatur, wie die Figur zeigt, etwas abweichend.

Die Muskulatur war links an der BOCHDALEKSchen Stelle nicht zusammengewachsen, so daß sich Sternocostalteil und Lendenteil berührten, sondern die Ansätze des ersteren reichten nur bis zur 11. Rippe. An der Peripherie, der eigentlichen BOCHDALEKSchen



Stelle, waren die beiden Teile  $2\frac{1}{2}$  cm statt normalerweise etwa  $\frac{1}{2}$  cm, am Centrum tendineum, wo sie sich sonst direkt berühren, um  $1\frac{1}{2}$  cm voneinander entfernt. Hier war die Muskelmasse des Sternocostaltheiles in einer Breite von etwa 1 cm zusammengedrängt und verdickt. Diesen Zwischenraum zwischen den beiden Abschnitten des linken Zwerchfelmuskels einerseits, der 12. Rippe und dem Centrum tendineum andererseits erfüllte ein etwa talergroßer Defekt (3,2 cm : 2,2 cm) in der Kontinuität des Zwerchfelles. Umrahmt war dieses Loch von einem kallösen bindegewebigen Ringe, dessen Rand nach der Bauchhöhle zu umgerollt erschien und in einigen Zacken endigte.

Diese Lage der Bruchpforte, sowie die Konfiguration ihrer Begrenzungslinien beweisen, daß hier kein frischer Durchbruch stattgefunden hat, sondern daß die mißbildende Ursache weiter zurückliegen und zwar in der Zeit vor Beginn des extrauterinen Lebens gewirkt haben muß.

Zur Festlegung dieser Tatsache bot mir das Geburtsjournal des in der hiesigen Frauenklinik geborenen Kindes einen weiteren Anhalt. Es handelte sich damals (Journal-No. 91, 1901, Geburtsnummer 74) um eine II. Steißlage, die am 9. Juni 1901 nach Lösung des linken oberen Armes nach VEIT am Kopf extrahiert wurde.

Ueber das weitere Verhalten des Kindes steht daselbst folgendes:

„Kind schreit auf Hautreize mit schwacher, wimmernder Stimme, Sternum wird eingezogen.

10. VI. Atmung mehr abdominell, beschleunigt, Leib tief eingezogen, auch Proc. xiphoides; besonders Expiration erscheint erschwert. Haut mäßig rot, nicht blau. Kind wimmert beständig. Temp. 36,1 (Rectum), Wärmewanne.

11. VI. Atmung heute ruhiger, Kind jammert nicht mehr. Dr. LOMMEL (innere Klinik, Consiliarius) konstatiert etwas verschärftes vesikuläres, pueriles Atmen. Kein Rasseln. Auf dem linken unteren Lungenlappen Andeutung von Dämpfung. Atmung ruhig, beschleunigt.

12. VI. Atmung ruhiger, Hofrat STINTZING findet normalen Lungenbefund.

13. VI. Atmung fast normal.

18. VI. Atmung ruhig.“

Aus diesem Protokoll geht also klar hervor, daß bei der Geburt des Kindes eine Behinderung der Atmung bestanden hat, für

deren Ursache unser jetziger erster Assistent Herr Privatdozent Dr. LOMMEL damals schon perkutorisch einen nachweisbaren Beleg aufgefunden hatte. Das Hindernis war aber am 4. Tage geschwunden, so daß leider keine Diagnose gestellt werden konnte.

Für die Frage nach der bedingenden Ursache der Zwerchfellmuskeldefekte, für welche in einigen Fällen<sup>1)</sup> mehr oder minder wahrscheinliche Notizen vorliegen, lassen sich in diesem Falle wichtige Belege aus der Geschichte der betreffenden Schwangerschaft anführen.

Aus dem erwähnten Geburtsjournal entnehme ich folgende Daten: Die jetzt 39-jährige Mutter hatte 1886 eine Lues acquiriert. Die Frucht der folgenden 8 Schwangerschaften ging 2mal sicher, 4mal wahrscheinlich an Lues zu Grunde (bald nach der Geburt). Das 9. Kind (der vorliegende Fall) bot keine Zeichen von Syphilis, die also wohl außer Frage steht. Ueber diese Schwangerschaft steht daselbst nur, daß Ende August 1900 die letzte Regel war und die ersten Kindsbewegungen am 20. Januar verspürt wurden. „Oft ziehende Schmerzen im Unterleib seit März.“ Das wichtigste Moment ist in den Angaben, welche von der Mutter kürzlich unaufgefordert gemacht wurden, enthalten: Sie hatte sich um die 3.—4. Woche ihrer Schwangerschaft beim Wäscheaufhängen arg verstaucht, fühlte heftigen Schmerz im Leibe und konnte eine Reihe Tage nur nach vorn gebückt gehen.

Dieser Angabe ist um so mehr Wert beizumessen, als in dem betreffenden Zeitpunkte der Schwangerschaft gerade links noch eine größere Kommunikation beider Leibeshöhlen besteht, deren Schluß erst beim Embryo von 20 mm statthat [BROMANN 549].

Außerdem ist der Schutz des Kindes im Mutterleibe kein absoluter. Eine heftige Erschütterung ist wohl im stande, eine, wenn auch geringe und vorübergehende, Dislokation von Eingeweiden zu bewirken. Tritt dies nun an der BOCHDALEKSchen Stelle ein, zu einem Zeitpunkte, da die Muskulatur gerade ihr Wachstum beschließen soll, so ist der Effekt einleuchtend: es hypertrophiert der Muskel an der Stelle seiner größten Wachstumsenergie, indem

---

1) Vergl. BLÖST 38, KOHN 218, p. 7, SCHÖLLER 342 und auch LACHER 223, p. 306, welche für intrauterine Traumen Anhaltspunkte in den Anamnesen zu finden glaubten.

die Elemente, die noch seitwärts und kaudalwärts wandern sollen, liegen bleiben. Der dauernde Defekt ist fertig <sup>1)</sup>).

Die weitere Geschichte unseres Falles wäre dann etwa folgende gewesen:

Das Kind kam mit typischem linksseitigen Zwerchfellmuskeld Defekt geringsten Grades zur Welt. Durch die stark schwankenden Druckverhältnisse der großen Körperhöhlen bei noch dazu schwerer Geburt kam es durch die Oeffnung im Zwerchfelle zu erneuter Dislokation von Eingeweiden. Diese glich sich nach einigen Tagen wieder aus, und wahrscheinlich bewahrte von da ab die der BOCHDALEKSchen Stelle kaudalwärts anliegende Milz das Kind vor Unheil, wenn auch öfters unzureichend. Denn die Mutter erzählte, daß das Kind seitdem mehrmals blau und übel gewesen sei. Irgend ein Zufall führte dann jetzt, fast 3 Jahre nach der Geburt, zur Katastrophe: Vorfall von Darmteilen, Einklemmung, Ileus und Tod.

Die Unmöglichkeit der Diagnosestellung beim Lebenden war hier doppelt bedauerlich als Größe und Lage der Bruchöffnung die günstigsten Aussichten für einen etwaigen operativen Eingriff geboten hätten.

Seiner morphologischen Stellung nach gehört der vorliegende Fall demnach zu jener Gruppe von falschen Zwerchfellohernien, die durch Entwicklungshemmung der Muskulatur einer Seite entstanden sind. Die Hemmung ist nur geringsten Grades,

---

1) Die Aetiologiemöglichkeiten bei der Entstehung des Zwerchfellmuskeldefektes wären nach dem vorliegenden Materiale verschiedene und zwar hauptsächlich folgende: 1) Fötalerkrankungen, Lageanomalien des Kindes, 2) Erkrankungen und Traumen der Mutter in entsprechenden Schwangerschaftswochen.

Der Defekt entsteht: a) Bei Erkrankungen des Centralnervensystems des Kindes, abhängig von diesem, b) als Mißbildung neben anderen, c) infolge Druck- und Entwicklungsschwankungen am Bildungsorte.

Es kommen hierbei in Frage: Lebererkrankung resp. -vergrößerung, Entwicklungsstörung in der Ausbildung des Gekröses (SCHWALBE) und bei der Anlage des Magens. Aplasie der Lunge.

Die starke Bevorzugung der linken Seite ist bedingt durch den Schutz, welchen die rechte Hälfte von seiten der Leber genießt und durch Entwicklungsdifferenz in der Ausbildung und dem Abschluß des Zwerchfelles zu ungunsten der linken Seite (BROMANN).

Die sogenannten wahren angeborenen Hernien (mit Bruchsack) entstehen erst nach Abschluß des Zwerchfelles und der Ausbildung der Muskulatur.

indem nur die Ansatzzacke an der 12. Rippe nicht zur Ausbildung kam, und statt dessen die Muskulatur einer schmalen angrenzenden Zone sich verdickte. Der Lendenteil ist völlig intakt. Der Defekt ist ein typisches Beispiel für die Skizze a meines Entwicklungsschemas (Fig. 13 der früheren Arbeit).

### Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Mitteilung sind, nochmals kurz aufgezählt, folgende:

1) Beschreibung eines typischen linksseitigen kongenitalen Zwerchfellmuskeldefektes beim 3-jährigen Kinde. Seiner Konfiguration nach ist derselbe als weiterer Belegfall der I. Gruppe meiner 73 Fälle einzureihen.

2) Feststellung, daß physikalische Anhaltspunkte für das Bestehen des Defektes resp. einer zugehörigen Hernie schon zur Zeit der Geburt gefunden waren.

3) Aetiologischer Beitrag zur Kenntnis vom kongenitalen Zwerchfellbruch, entnommen der Schwangerschaftsgeschichte. Die Mutter gibt an, ein Trauma im Beginn der Gravidität erlitten zu haben. Zu diesem Zeitpunkte (3.—4. Woche) ist ein Abschluß des Zwerchfelles an den seitlichen hinteren Partien (BOCHDALEKSche Stelle) noch nicht vollzogen. Somit gewinnt die Annahme der Wirkung eines intrauterinen Traumas für unseren Fall sehr an Wahrscheinlichkeit.

---

Für die Ueberlassung des Falles zur Publikation spreche ich meinem verehrten Chef, Herrn Prof. MATTHES, sowie Herrn Geh. Rat W. MÜLLER meinen wärmsten Dank aus.

---

## Nachtrag zum Literaturverzeichnis der Zwerchfellhernien.

### a) Beim Menschen.

- \*547) BARCLAY-SMITH, E., A case of idiopathic dilatation of the sigmoid colon and rectum accompanied by a diaphragmatic hernia of the stomach. *Journal of Anat. and Physiolog.*, Vol. XXXI, p. 341, Jan. 1898.
- \*548) BOCHDALEK, Praktische Bemerkung über Zwerchfellbrüche nebst Beschreibung eines mit einer Fraktur der Lendenwirbelsäule komplizierten Falles. *Prager Vierteljahrsschrift*, 1867, Heft 2, p. 14. (m. E. tr. l.)
- 549) BROMANN, IVAR, Ueber die Entwicklung des Zwerchfelles beim Menschen. Mit 16 Abb. *Verhandl. der Anatom. Gesellschaft auf der 16. Versammlung in Halle a. S. vom 22.—25. April 1902.* *Anatom. Anzeiger*, Bd. XXI, Ergänzungsband, Jena, G. Fischer, p. 9—17.
- \*550) CAYLA, Hernie diaphragmatique. *Société anatomique, Séance du 28, IX. Le Progrès méd.*, 8 août 1885.
- \*551) CHRÉTIEN, H., Note sur quelques lésions consécutives à un grand traumatisme de la région abdom. *Gaz. méd. de Paris*, 1889. (E. m. tr. l.)
- \*552) CORRADO, Ernica diaframmatica congenita. *Giorn. di Med. leg.*, 1898, p. 9. (N. c.)
- 553) DEINERT, Ein Fall von Hernia diaphragmatica traumatica, Würzburg 1888. (m. E. 36 J. l. tr. Cent. tend.)
- 554) FREY, R. v., Zur Kasuistik der Zwerchfellhernien. Aus der chir. Klinik d. Prof. WÖFLER in Graz. *Wien. klin. Woch.*, 1893, No. 9, p. 160—162. (21-j. m. E. tr. r.)
- 555) GIESE, Ein zweiter Fall von Hernia diaphragmatica. Aus d. städt. Krankenhause zu Erfurt. *Berl. klin. Wochenschr.*, 1893, Nr. 5, p. 107—108. (m. E. l. tr.)
- \*556) HOME, WILLIAM ED., Perforating shell wound of the left chest apparently healed; acute strangulated diaphragmatic hernia. Laparotomie. *Death. Lancet*, 1899, Dec. 1. (m. E. l. tr.)
- 557) JACOBSEN, O., and MITCHELL, W., Case of diaphragmatic hernia; perforation of the stomach within the pleural cavity. *Lancet*, 1890, Nov. 22. (m. E. 57 J. l.)
- \*558) KIRSCHEN, OSCAR, Ein Fall von Zwerchfellruptur infolge von Verschüttung. *Wiener med. Presse*, 1887, No. 35. (w. E. 20. J. l. tr.)
- \*559) LARSEN, ARNOLD, Hernia diaphragmatica congenita. *Hosp.-Tid.*, R. 3, Bd. IX, 1892, p. 287. (N. l. c.)

- \*560) LLOBET, Thoracotomie et thoracoplastie. Hernie diaphragmatique guéri par la thoracoplastie et la suture musculaire. *Revue de Chir.*, T. XV, 1895, p. 242.
- 561) MARZOLO, P., u. SALA, F., Ferita d'arma da fuoco disordini intestinali e morte dopo otto anni. *Ernia diaframmatica*. *Gazz. med. ital. lombard.*, 1859, No. 12—23, Marzo.
- \*562) MIXTER, Strangulated diaphragmatic hernia. *Boston Journ.*, March 1900.
- \*563) MORESTIN, H., Hernie diaphragmatique. *Société anatomique*, Dec. 1899. (m. E. l. tr.)
- 564) MÜLLER, K., Ueber Hernia diaphragmatica während der Schwangerschaft und der Geburt. *Inaug.-Diss.* Berlin, 1901.
- \*565) PERMAN, E. S., och WALLIS, C., Et fall af hernia diaphragmatica acquisita. *Hygiea*, Festband XV, 1888, p. 1—5. (E. m. l. tr.)
- \*566) SCALZI, F., Nuove osservazioni interna all' ernia diaframmatica, No. 13. (35-j m. E. l. tr.)
- \*567) SCHLATTER, C., Zur chirurgischen Behandlung der Zwerchfellrupturen. *Korresp.-Blatt f. Schweizer Aerzte*, Bd. XXV, 1895, H. 12, 15. Jan. (l. tr. m. E.)
- 568) TURNER, W., Case of diaphragmatic hernia. *Lancet*, 14. Juni, 1890. (m. E. 19 J. l.)
- 569) VIRCHOW, R., Spina bifida occipitalis, Hyperplasia cerebri mit Encephalocoele und Hernia diaphragmat. *Ges. f. Geburtsk.* Berl. Monatsschrift f. Geburtsh., Bd. XIX, p. 401.

#### b) Bei Säugetieren.

- 570) BURMEISTER, Mitteilungen aus der tierärztlichen Praxis im preussischen Staate, v. GERLACH, Jahrg. VI, 1857, 58, Berlin. (Stute.)
- \*571) HOWELL, Rupture of the diaphragm of long standing. *Vet.*, 1866, p. 964.
- \*572) JOST, Zwerchfellriß und Verwachsung des Grimmdarmes mit der Rippenpleura. *Preuß. M.*, 1869, 153.
- 573) *Journal de Vétérinaires du Midi*, Sér. 3, T. I, Toulouse 1858, p. 135. (Stute.) (CANSTATTS Jahresberichte, 1858, Bd. II, 19.)
- \*574) MÜLLER, FRANZ, Zwerchfelleberbruch bei einem Hunde. *Oestr.*, Bd. XXXV, p. 57.
- 575) RATHKE, Ueber Dämpfigkeit bei einem Pferde infolge regelwidriger Lage des Magens in der Brusthöhle. *Magaz.*, 1866, p. 401.
- 576) TOSCO, *Giornale di Veterinaria* von LESSONA und ERCOLANI, Anno I, Fasc. 1—7, Torino 1852. Zwerchfellbruch und Kolik. (Pferd.)

# Zur Anatomie und Phylogenie von *Haliotis*.

Von

**Dr. Herbert J. Fleure.**

Fellow of the University of Wales.

Hierzu Tafel IX—XIV.

---

## Vorwort.

Nachfolgende Arbeit wurde im Laboratorium der Universität Zürich ausgeführt. Ich spreche daher Herrn Professor ARNOLD LANG meinen aufrichtigen Dank aus, sowohl für das gütige Ueberlassen von Material wie auch für das freundliche Interesse, das er am Fortschritte meiner Arbeit zeigte. Ferner ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor HESCHELER für sein freundliches Entgegenkommen und die vielen wertvollen Ratschläge aus dem reichen Schatze seiner Kenntnisse über Molluskenanatomie zu danken. Auch Fräulein GOLDSCHMID von Zürich bin ich für die künstlerische Ausführung des Aquarellbildes (Fig. 1) für meine Arbeit sehr verpflichtet. Herr Prof. YVES DELAGE hat mir während des Sommers 1902 gütigst die Benutzung eines Tisches im Laboratorium LACAZE-DUTHIERS gestattet, wodurch ich die günstige Gelegenheit erhielt, wertvolles Material zu sammeln und biologische Beobachtungen zu machen. Auch meiner Universität, the University of Wales, und besonders meinem Freunde und Lehrer, Herrn Professor AINSWORTH DAVIS, bin ich für die Förderung meiner Untersuchungen sehr verbunden.

Eine neue Bearbeitung der Anatomie von *Haliotis tuberculata* scheint vielleicht auf den ersten Blick nicht durchaus notwendig, weil die Wissenschaft den bekannten Arbeiten von LACAZE-DUTHIERS, MILNE-EDWARDS, THIELE, HALLER und WEGMANN viele Angaben über dieses Tier verdankt. Jedoch hoffe ich, daß es mir gelungen ist, die Kenntnis dieses primitiven Mollusks zu fördern,

zerstreute Angaben zusammenzufassen und zweifelhafte Einzelheiten nachzuprüfen, den Zusammenhang zwischen Struktur und Lebensweise hier und da genauer zu schildern und somit die Lösung des phylogenetischen Problems einen kleinen Schritt vorwärts zu bringen.

Um den Umfang dieser Arbeit zu beschränken, habe ich mir erlaubt, den historischen Teil möglichst kurz zu fassen. Eine lange Darstellung früherer Angaben ist auch jetzt, seit dem Erscheinen der Abteilung „Gastropoden“ von SIMROTH, in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, weniger notwendig.

Es ist mir gelungen, das Epithel u. s. w. einiger Organe eingehender zu schildern, als es bisher geschehen war. Die Diskussion über die Blutgefäße und die Beschreibung des Magens, der linken Niere, der Zweignerven der Pleurovisceralkonnektive und der Otocysten enthält Verschiedenes, das meines Wissens neu ist. Die Kommissur zwischen den Vorderfußnerven und die ventrolateralen Skelettstücke des Zungenapparates werden ebenfalls zum erstenmal beschrieben. Ferner bringen die Beobachtungen über die Vorgänge beim Umwenden in die natürliche Lage des Tieres und bei der Nahrungsaufnahme, sowie die Diskussion im zweiten Kapitel neue Punkte vor.

Es ist die Pflicht jedes Forschers, seine Ansichten über die Phylogenie der untersuchten Tiere zu äußern. Da ich aber im zweiten Kapitel versuchen werde, die Stammesgeschichte klarzulegen, ist es weniger notwendig, diese Frage schon jetzt eingehend zu diskutieren.

Die Trochiden und Turbiniden sind ohne Zweifel sehr nahe Verwandte unseres Tieres, das eine ähnliche, wenn auch nicht so starke, äußere Asymmetrie und die gleiche Spezialisierung des Nervensystems vorweist.

In Bezug auf die Radula und das Nervensystem ist Pleurotomaria wahrscheinlich primitiver als Haliotis, in Bezug auf das Herz aber und die Organe der Branchialhöhle ist ein umgekehrtes Verhalten festzustellen.

Pleurotomaria und Haliotis sind wahrscheinlich nahe Verwandte, doch nicht voneinander abstammend, sie haben sich sehr früh, doch nicht so früh wie die Docoglossen und Fissurelliden vom gemeinsamen Stamm der Prosobranchier abgezweigt.

Die Verhältnisse des Nervensystems und der linken Niere scheinen mir Beweise für die Ansicht, daß die Monotocardier von den Trochiden und Haliotiden nicht abstammen. Weitere Unter-



suchungen über Stomatelliden und Scissurelliden würden unsere Kenntnisse über die phylogenetische Stellung von *Haliotis* wahrscheinlich bedeutend fördern.

Folgende Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf Präparate von *Haliotis tuberculata*, doch wurde auch *H. iris* geschnitten und studiert.

## I. Allgemeine Uebersicht der Organisation von *Haliotis tuberculata*.

Fuß, Mantel u. s. w.

Zur Orientierung über die allgemeinen Verhältnisse der Körperteile verweise ich auf die beiliegenden Skizzen (Fig. 1—4). Die Merkmale der Schale sind in systematischen Werken (29 und 32) vorzüglich beschrieben, weshalb ich nicht näher auf dieses Thema einzugehen brauche.

Das Tier, *Haliotis tuberculata*, kriecht zwischen den rotbraunen oder grünen Meeralgen umher, deren Färbung mit derjenigen der Schale übereinstimmt. Beim erwachsenen Tiere ist die Ähnlichkeit und deshalb sein Schutz noch größer, weil sich kleine Moostiere, Serpuliden, Algen u. s. w. auf der Oberfläche der Schale angesiedelt haben.

Wohl bekannt ist die Reihe der Löcher auf der linken Seite der Schale, unter denen die 6 (zuweilen 5 oder 7) jüngsten offen bleiben.

Die gelbe Fußsohle ist die ventrale Fläche einer großen muskulösen Masse, welche aus dem Fuße, den Schalenmuskeln und dem Epipodium gebildet wird. Die Schalenmuskeln bestehen aus dorsalwärts ziehenden Fasern, das Epipodium wird jederseits durch einen Fortsatz der muskulösen Masse gebildet.

Während das Tier kriecht, ist die Fußsohle der Oberfläche des Felsens fest angelegt. Das Kriechen kommt durch abwechselndes Zusammenziehen und Ausdehnen der verschiedenen Regionen des Fußes zu stande. Der zusammengezogene Teil des Fußes entfernt sich von der Oberfläche des Gesteins, streckt sich dann wieder aus, und tritt so in Berührung mit derselben, aber jedesmal an einer Stelle, die gegenüber der früheren Ansatzstelle um ein Stück verschoben ist. Die Strömung des Blutes innerhalb des Fußes spielt auch eine Rolle bei diesem Vorgange.

Die Sohle ist oval, am Vorderrande aber findet sich ein Einschnitt, in welchem wir die Schnauze bemerken, so daß an jeder Seite der Schnauze ein Lappen des Fußes vorspringt (Fig. 2). Im zusammengezogenen Zustande dienen die 2 Lappen der Schnauze als Schutz, und sie vervollständigen dann den ovalen Umriß des Fußes; nur am Hinterende tritt der Schwanzfortsatz des Fußes etwas spitzig aus dem ovalen Umriß hervor.

Die Seiten des Fußes und der vortretende Teil der Schnauze sind mit ganz kleinen Hautwarzen bedeckt, die durch schmale Rinnen voneinander getrennt sind. Diese Rinnen sind stark pigmentiert und sehen schwarz aus; sie vereinigen sich häufig und bilden auf diese Weise schwarze Streifen (Fig. 1 u. 3). Der Rand und die ventrale Fläche des Mantels sind pigmentiert, und auch die entsprechenden Teile des Epipodiums haben dunkle Färbung.

Eine große Menge von Fühlern finden sich an beiden Seiten des Tieres, sie ragen vom Epipodium vor, das einen starken muskulösen Fortsatz an beiden Seiten des Fußes darstellt. Die mehr dorsal gelegenen Fühler sind grün, lang und ziemlich regelmäßig angeordnet; die anderen, unter denen sich aber auch ziemlich lange grüne Fühler finden, zeigen im allgemeinen braunes und schwarzes Pigment. Die Fühler letzterer Art sind oft fingerförmig verzweigt. Die Rinnen zwischen diesen Fortsätzen sind auch pigmentiert, der Kontrast zwischen stark pigmentierten Rinnen und weniger pigmentierten Warzen ist aber gar nicht so scharf wie weiter unten auf den Seiten des Fußes selbst.

Die Schnauze trägt ein Paar braungrüne Kopffühler, die, ihrer Länge nach, einen tiefer gefärbten braunen Streifen zeigen. Hinter diesen Tentakeln befinden sich die kleineren Fortsätze, welche die Augen tragen. Eine Stirnhautfalte tritt auch zwischen den Augenfortsätzen hervor. Wenn das Tier unter Wasser kriecht, sieht man noch 3 weitere Fühler durch das älteste offene und die 2 jüngsten Löcher der Schale hervortreten. Diese Fühler sind braungrün oder fast pigmentlos.

Beim Kriechen zeigt das Tier auch den Schwanzfortsatz des Fußes, der sich etwas hinter den Enden des Epipodiums ausstreckt. Hier fallen die tief pigmentierten Seiten des Fußes viel mehr auf als die hellere dorsale konkave Fläche, deren Epithel mit Sinneszellen reichlich versehen ist.

Obige Beschreibung sucht folgende Tatsachen hervorzuheben:

1) Die hervortretenden Teile des Tieres besitzen eine Schutzfärbung; sogar die Fühler haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den Meeralgeln der Umgebung.

2) Es kommen zahlreiche Sinnesorgane vor, welche Eindrücke aus der ganzen Umgebung des Tieres aufnehmen können.

Der Eingeweidessack ist um den großen Schalenmuskel gelagert und mit diesem, aber nicht mit dem Fuße selbst, verwachsen. Die Eingeweidemasse erstreckt sich von der Kopfregion auf der linken Seite des Muskels nach hinten bis zur kleinen Spiralwindung an dem rechten Hinterende der Schale.

Vom Hinterteil der Eingeweidemasse geht das kegelförmige Coecum derselben nach rechts und vorn, immer an die Seite des großen Schalenmuskels angelegt (Fig. 4). An der linken Seite des Muskels sieht man das Dach der Branchialhöhle — eine spezielle Bildung des Mantels. Die Branchialhöhle und ihr Dach sollen bei späterer Gelegenheit (s. u. Respirationsorgane und Sinnesorgane) besprochen werden. Gegen das Vorderende der Branchialhöhle, zwischen ihrem linken Seitenrand und dem Mantelrand, sieht man ein kleines Oval — die Ansatzstelle des kleineren linken Schalenmuskels an der Schale (Fig. 4). Der große, zentral gelagerte Schalenmuskel ist der der rechten Seite.

Hinten und an den Seiten des Tieres kann man am Mantelrand 2 Lappen unterscheiden, einen dorsalen und einen ventralen Lappen (Fig. 5 u. 6). Gleich hinter dem linken Schalenmuskel biegt sich der dorsale Lappen nach oben und verbindet sich mit diesem Muskel (Fig. 4). Weiter vorn ist der Mantelrand stark entwickelt, bleibt aber einfach, d. h. ohne Duplikatur. Auf der linken Seite liegt der eingebogene Schalenrand zwischen den beiden Lappen. Nach hinten wird der ventrale Lappen immer größer, und hinter dem Pericard gehen die Fasern einer speziellen Verdickung der Körperwand in den Mantelrand nach hinten und rechts hinüber.

In der Hinterregion ist der Mantelrand ziemlich verbreitert, doch ist er vom Eingeweidessack verdeckt. Rechts hinten ist der dorsale Lappen kurz und dick; nach vorn aber wird er länger und ist nur mit dem Schalenmuskel verwachsen (Fig. 4). Schalenmuskel, dorsaler und ventraler Mantellappen bilden zusammen eine nach hinten offene Tasche, in der das kegelförmige Coecum frei liegt. Weiter vorn ist der Mantelrand stark entwickelt, bleibt aber einfach, ebenso wie auf der linken Seite.

In Wirklichkeit gleichen die Verhältnisse denjenigen auf der

linken Seite; nur hat sich hier der große Schalenmuskel nach hinten ausgestreckt, und die Verbindung desselben mit dem dorsalen Lappen hat sich gleichzeitig nach hinten verlängert, wodurch dann die soeben erwähnte Tasche zu stande gekommen ist.

Nähere Beschreibung der Körperwand und der dazu gehörenden Organe mit Ausnahme der Sinnesorgane und der Organe der Branchialhöhle:

Die wichtigsten Zellarten des Epithels sind die indifferenten Zellen, die Stützzellen, die Sinneszellen und die Drüsenzellen. THIELE unterscheidet muköse und visköse Drüsenzellen. Nach meinen Beobachtungen aber sind seine Einteilungsgründe ungenügend. Die Stützzellen, welche die Lücken zwischen den anderen spezialisierten Zellen ausfüllen sollen, wechseln in ihrer Form.

Unter dem Epithel der Körperwand, d. h. der Wand des Eingeweidesackes, das aus niedrigen, wenig spezialisierten Zellen besteht, befindet sich im allgemeinen Ringmuskulatur. Die Fasern der Ringmuskulatur legen sich an die Basalmembran des Epithels an und sind viel dichter gelagert als die darunter liegenden Längsfasern und radiär gelagerten Fasern.

Die muskulöse Masse besteht aus dem Fuße, den Schalenmuskeln und dem Epipodium.

Das Epithel der Fußsohle ist hoch und enthält viele lange, mit basalen Kernen versehene Sinneszellen (Fig. 10). Becherförmige Drüsenzellen sind ziemlich häufig und haben auch basale Kerne. Die Kerne der indifferenten Zellen sind ungefähr in der Mitte gelagert. Die Cuticula ist natürlich ziemlich stark entwickelt. Die Sinneszellen sind ganz besonders häufig beim Epithel der seitlichen Vorderlappen des Fußes (Fig. 8). Bedeutend niedriger ist das Epithel in der Spalte zwischen Schnauze und Fuß (Fig. 8), und hier kommen becherförmige, für Erythrosin besonders empfindliche Drüsenzellen sehr häufig vor.

THIELE, der die Haut im allgemeinen sehr genau untersucht hat, beschreibt eine vordere Fußdrüse, die er bei einem ganz jungen Tier gefunden hat (34).

Ganz vorn im Fuße fand er eine kurze Längsrinne, die in ein Blindsäckchen endete, das von ziemlich großen subepithelialen Drüsenzellen umgeben war. Einige subepitheliale Drüsenzellen finden sich bei meinen Tieren am Hinterende der Spalte zwischen den 2 seitlichen Vorderlappen des Fußes, d. h. an der Stelle,

wo sich diese Lappen vereinigen, und hier ist das Epithel sonst niedrig (Fig. 8), wie THIELE angibt.

Diese Bildung scheint mir keineswegs auffällig genug, um als eine besondere Drüse aufgefaßt werden zu können, doch hat THIELE vielleicht ein noch jüngeres Tier untersucht, bei dem sie größer war.

Die Seiten des Fußes und die Schnauze tragen überall kleine Hautwarzen (Fig. 8), die THIELE genau beschrieben hat. Das Epithel der Warzen (Fig. 9) enthält viele becherförmige Drüsenzellen und zeigt Mangel an Pigment; dagegen sind die Rinnen zwischen den Warzen von braunschwarz pigmentiertem Epithel ausgekleidet (Fig. 8 u. 9). Die Angabe THIELES, daß in der Regel unter jeder Warze sich eine Blutlakuue der Oberfläche nähert, kann ich nicht bestätigen.

Das Epithel des Epipodiums soll im Kapitel über die Sinnesorgane besprochen werden.

Niedriger und weniger spezialisiert ist das Epithel, das die dorsalen Teile der muskulösen Masse, d. h. die Seiten des großen Schalenmuskels, auskleidet. Das spezialisierte Epithel der dorsalen Oberfläche des großen Schalenmuskels, d. h. der Ansatzstelle desselben gegen die Schale, hat THIELE am zutreffendsten beschrieben. Die Zellen dieses Haftepithels (Fig. 7) sind mäßig hoch und besitzen ziemlich große, meistens verlängerte Kerne. In der Zellsubstanz entwickeln sich Cylinder, welche die Muskelfasern bis an die Schalenoberfläche fortzusetzen scheinen.

Auch die Zellen der Körperwand, die in Berührung mit der inneren Schalenoberfläche stehen, besitzen dieselben großen Kerne, und zwischen diesen Zellen kommen auch Stützzellen vor. Es scheint, daß diese Zellen mit den speziellen Kernen die Absonderung der inneren Schalenschichten besorgen.

Der subepitheliale Teil der zentralen muskulösen Masse (Fuß und großer Schalenmuskel) besteht hauptsächlich aus bestimmt gruppierten Muskelfasern, die sich durch unregelmäßige, mit Blut erfüllte Lücken erstrecken. Die Mehrzahl der Fasern strecken sich aus zwischen der Fußsohle und dem oberen Ende des Muskels, das sich an die Schale anheftet. Im dorsalen Teile liegen sie so dicht zusammen, daß nur winzig kleine Blutlakunen zwischen ihnen auftreten können. Subepithelial ist das Epipodium nicht scharf abgegrenzt, seine Fasern gehen in den Fuß über und umgekehrt. Bedeutend stärkere Gruppen von Fasern erstrecken sich in lateraler Richtung unmittelbar unter den beiden Breitseiten des Epipodiums.

Der Mantelrand ist eine seitliche Falte des Körperepithels und besteht deshalb aus einem dorsalen und einem ventralen Epithel, wozu auch etwas subepitheliales Gewebe hinzukommt.

Fig. 5 zeigt die Struktur des Mantelrandes auf der linken Seite des Tieres.

Das Epithel der dorsalen Fläche ist ein gewöhnliches Pflasterepithel, das der Peripherie des dorsalen Lappens ein ziemlich niedriges Haftepithel.

Das Epithel der Spalte zwischen dem dorsalen und dem ventralen Lappen ist dagegen ziemlich hoch und besteht hauptsächlich aus Drüsenzellen; es ist in Längsfalten gelegt, die sehr konstant bleiben. Die Zellen der großen obersten Falte (*D.F.* Fig. 5) sind besonders schön und regelmäßig (Fig. 5a). Gegen die Peripherie des ventralen Lappens sind die Zellen pigmentiert. Vermutlich sondern das Haftepithel und die ähnlichen Zellen der Körperwand die inneren, das Epithel in der Spalte die äußeren Schalenschichten ab, ebenso die Pigmentzellen möglicherweise auch das Pigment der Schale. Auf der Unterseite des ventralen Lappens an der Peripherie kommen viele Sinneszellen vor, und diese Region des Mantelrandes ist mit Nervenästen reichlich versorgt. Auf der Unterseite, weiter entfernt von der Peripherie, sind die Zellen niedriger, und hier finden sich zahlreiche Drüsenzellen, die wahrscheinlich Schleim absondern. Nach hinten kommt eine Längsfalte zum Vorschein, so daß der ventrale Lappen im Querschnitt so aussieht, als ob er an der Peripherie gespalten wäre.

Auf der rechten Seite ist der ventrale Lappen sehr groß und besitzt eine Spalte am Rande. Der dorsale Lappen ist oben besprochen worden. Die Stelle, welche der Spalte zwischen den Lappen der linken Seite entspricht, muß hier eine flache gegen die Schale angelegte Oberfläche darstellen (Fig. 6). Das Haftepithel der dorsalen Fläche der muskulösen Masse geht in der Vorderregion in das Pflasterepithel des inneren Teiles dieser Region über. Lateralwärts aber sind die Zellen höher und deutlich drüsig. Gegen den Oberrand des ventralen Lappens sind die Zellen wieder kleiner, jedoch bleiben sie drüsig und sind in tiefe enge Falten gelegt, die jedenfalls natürlich und nicht durch die Konservierung hervorgerufen sind, diese Zellen sind pigmentiert.

Dagegen sind die Zellen an einer Seite der Peripherie nächststehenden Falte außerordentlich lang (Fig. 6).

Auf der Unterseite des Ventrallappens entspricht das Epithel

demjenigen, das von der entsprechenden Region der linken Seite beschrieben wurde.

Das dorsale Epithel des Mantelrandes auf der rechten Seite liegt über dem kegelförmigen Coecum und ist ein niedriges, nicht spezialisiertes Epithel. Pigmentstreifen kommen an der Unterseite des ventralen Lappens vor, von denen einer in gewisser Entfernung von der Peripherie besonders entwickelt ist.

Das innere Gewebe des Mantels besteht aus Bindegewebe und Muskelfasern, von welchen die wichtigsten sind:

a) Fasern, die sich quer zur Längsachse des Tieres erstrecken und unmittelbar unter der dorsalen Oberfläche des Mantelrandes verlaufen. Hinten und auf der linken Seite heften sie sich an der Peripherie des dorsalen Lappens an die Schale an (Fig. 5). Weiter vorn auf der rechten Seite (Fig. 6), wo die Peripherie des dorsalen Lappens mit dem Rande des großen Schalenmuskels verwachsen ist, geht das Haftepithel des Mantels in jenes der muskulösen Masse über;

b) Fasern, die von a) abzweigen und sich gegen die Peripherie des ventralen Lappens oder, auf der rechten Seite, hauptsächlich des Unterteiles des ventralen Lappen verbreiten. Durch ihre Verkürzung müssen sie den freien sensiblen Rand gegen die Schale anziehen;

c) mehr oder weniger unregelmäßige Fasern, die hauptsächlich in der dorsoventralen Richtung schräg verlaufen.

## II. Lebensweise und Stammesgeschichte.

Wenn wir die Stammesgeschichte von *Haliotis* verfolgen wollen, ist es zuerst nötig, ein Bild jenes Vorfahren zu geben, von dem wir *Haliotis* herleiten.

Wir werden hier den letzten gemeinsamen Vorfahren der Prosobranchier als unseren Ausgangspunkt nehmen und zunächst versuchen, das Bild dieses hypothetischen Tieres zu entwerfen. Dieses Thema, die Anatomie des letzten gemeinsamen Vorfahren der Prosobranchier, habe ich schon in einer Abhandlung über die „*Evolution of the Docoglossa*“ (10) behandelt, und versuchte dort, gestützt auf die Tatsachen der Paläontologie, der Embryologie und der vergleichenden Anatomie, eine Beschreibung dieses Tieres zu geben; deshalb werde ich mich hier mit einer kurzen Zusammenfassung begnügen. Die Beschreibung dieses Vorfahren kann

natürlich nur provisorisch sein, auch ist das beschriebene Tier eher ein allgemeiner Typus einiger sehr naher Verwandter als ein Tier, das wirklich einmal in der beschriebenen Form gelebt hätte.

Der Bequemlichkeit halber habe ich diesem hypothetischen Typus den Namen „Prostreptoneur“ gegeben, weil er die Torsion der Gastropoden schon erfahren hatte und deshalb die gekreuzten Pleurovisceralkonnektive zeigte.

Die Torsion muß die frühere vollkommene äußerliche Symmetrie zerstört haben, wir nehmen aber an, daß die Abweichung vom symmetrischen Bau noch gar nicht so groß war, wie wir sie bei verschiedenen Nachkommen (Pleurotomaria, Trochus u. s. w.) antreffen. Diese Hypothese stützt sich auf folgende Betrachtungen:

a) Die Schalenmuskeln bei dieser Gruppe waren ursprünglich paarig und lateral, und ihre Symmetrie entspricht einer fast symmetrischen Schale.

b) Die Schalen ganz junger Tiere verschiedener Arten sind auch nach der Torsion fast symmetrisch, wie BOUTAN bei Haliotis und bei den Docoglossen beobachtet hat.

c) Unter den ältesten Vorderkiemern findet man eine besondere Tendenz zu einer äußeren Symmetrie. Die Docoglossen sind äußerlich symmetrisch, es gibt fast symmetrische Formen unter den Scissurelliden, und die Fissurelliden zeigen keine so große Abweichung vom symmetrischen Bau, wie wir sie bei den höheren Gastropoden antreffen.

d) Unter den allerältesten Fossilien dieser Gruppe kommen mehr oder weniger kegelförmige Schalen und andere symmetrische Formen vor, z. B. die Bellerophontiden.

Vielleicht war der rechte Muskel schon der wichtigere des Paares.

Der Fuß war mäßig lang und ziemlich breit besonders nach vorn; auf seiner posterodorsalen Seite befand sich ein Operculum. Dies lehrt uns, daß sich das Tier fast vollständig in seine Schale zurückziehen konnte.

Höchstwahrscheinlich konnte es, jedenfalls in seiner Jugendzeit, auf der Oberfläche des Wassers kriechen, mit dem Körper im Wasser und der Fußsohle nach oben. Vielleicht konnte es auch schwimmen. Es war auf dem Wege der Anpassung zu einer wirklich kriechenden Lebensweise innerhalb der Gezeitenzone und des oberen Teiles des Flachwassers. Die verschiedenen Organsysteme des „Prostreptoneurs“ sind in meiner schon erwähnten Abhandlung besprochen, auf welche ich verweise.



Der Darmkanal des „Prostreptoneurs“ war ähnlich demjenigen, den wir bei *Haliotis* finden, weshalb eine lange Beschreibung überflüssig ist.

Sowohl die Verhältnisse des Munddarmes und seiner Erweiterungen u. s. w., wie auch diejenigen des Magens und seines spiraligen Coecums sind bei *Haliotis* offenbar sehr primitiv, weichen aber vom Verhalten des Vorfahren der Gastropoden vielleicht dadurch ab, daß letzterer auch einen Kristallstielsack im Magen hatte. Die Lage und der Zustand der sogen. Verdauungsdrüse des „Prostreptoneurs“ sind noch problematisch.

Nach der Ansicht WOODWARDS, die ich im Kapitel über dieses System zu unterstützen versuche, hat *Pleurotomaria* die primitiven Verhältnisse des Nervensystems am besten erhalten. Dieser Satz gilt insbesondere in Bezug auf das Pleuralzentrum und die Verbindung der Pleurovisceralkonnektive mit dem Schlundring. Die Spezialisierung der pleuralen und visceralen Bildungen bei *Haliotis* bezieht sich auf die weitere Ausbildung des Epipodiums und die Lokalisierung des osphradialen Gewebes. Sonst sind Nervensystem und Sinnesorgane bei *Haliotis* noch sehr primitiv.

Die Herzkammer lag noch ziemlich symmetrisch und war vom Enddarm durchbohrt. Die Vorhöfe waren fast gleich groß und symmetrisch gelagert. Die Aorta zeigte ziemlich deutliche Wandungen und war mit dem Sinus um den Zungenapparat nur in der Kopffregion verbunden.

Die Ktenidien von *Haliotis* in ihrer Struktur, Blutversorgung u. s. w. haben die primitiven Verhältnisse in hohem Grade beibehalten, nur waren die Ktenidien des „Prostreptoneurs“ wahrscheinlich bedeutend kürzer.

Die rechte Niere des Vorfahren besaß einen perikardialen Trichtergang, in den sich der Leitungsweg der Geschlechtsdrüse öffnete, und einen Ausführungsweg mit wenig spezialisiertem Epithel. Sie war ausgedehnt und intervisceral wie diejenige der modernen Gastropoden.

Die linke Niere hatte sich noch nicht in einen Papillarsack umgewandelt. Sie besaß einen perikardialen Trichtergang und echtes Nierenepithel mit exkretorischen Zellen, war aber schon viel kompakter als die rechte. Die Geschlechtsdrüse dehnte sich auf der Oberfläche der Eingeweidemasse aus, wie bei den modernen Gastropoden.

Unter der Nachkommenschaft des „Prostreptoneurs“ befindet sich *Haliotis*, ein Tier, das sich an eine ziemlich spezialisierte

Umgebung angepaßt hat. *Haliotis tuberculata* bewohnt jenen Teil der Gezeitenzone, der nur bei tieferer Ebbe frei liegt, kommt aber auch im oberen Teile des Flachwassers vor.

Sie kriecht hauptsächlich auf der Unterseite der größeren Steine umher, d. h. derjenigen, die groß oder fest genug sind, um nur selten von den Wellen bewegt zu werden. *Haliotis* besucht auch die kleinen geschützten Spalten in den Seiten der Felsen. Sie kommt dann gewöhnlich in engen Räumen vor. Hier wird das Tier von den Wellen viel weniger gestört als auf den freien Oberseiten der Felsen und Gesteine, die Bewegung ist aber viel mühsamer wegen des Mangels an freiem Raum und weil die Meeralgeln u. s. w. den Weg versperren.

In dieser Umgebung ist das Wasser oft unrein, wodurch die Respiration erschwert wird. Die Respirationsorgane sind daher sehr gut ausgebildet und zum Schutze ihres zarten Gewebes gegen Fremdkörper in eine besonders tiefe Branchialhöhle gelagert, die mit speziellen Schutzvorrichtungen versehen ist.

Eine hohe Schale in der Form von *Pleurotomaria* oder *Bellerophon* wäre in dieser Umgebung sehr unbequem, weshalb wir verstehen, daß im Laufe der Zeit die natürliche Zuchtwahl immer niedrigere Spiralen auswählen mußte, so daß schließlich eine verflachte Schale gezüchtet wurde. Diese Verflachung mußte das Einziehen des Tieres in die Schale erschweren und diese Schutzeinrichtung schließlich ganz verunmöglichen. Deswegen hat sich das Operculum zurückgebildet und wir finden Schutzeinrichtungen anderer Art. Das Tier kann sehr fest am Gestein seiner Umgebung haften, weil die Fußsohle im Laufe von Generationen in die Breite gewachsen ist und sich zu einem Adhäsionsorgan entwickelt hat; über ihr breitet sich die flache dachähnliche Schale aus, die fast das ganze Tier decken kann.

Schon bei dem „*Prostreptoneur*“ war der linke Schalenmuskel wahrscheinlich kleiner als der rechte, weil der erstere den Lauf des respiratorischen Wasserstromes zum wichtigeren *Ctenidium* verhinderte. Deswegen hat sich die Spirale eher auf ihre linke als auf ihre rechte Seite niedergelegt, und diese Verflachung hat die weitere Reduktion des linken Schalenmuskels verursacht. Bei der Verflachung ist die äußerliche Asymmetrie natürlich viel größer geworden.

Die Fischer der Kanalinseln bemerken, daß, wenn in einem Jahre die Tintenfische (*Octopus*) häufig zu finden sind, *Haliotis* verhältnismäßig selten ist. Man hat auch *Octopus* beobachtet, wie

er *Haliotis* angriff, so daß wir ihn als einen Feind dieser Schnecke betrachten müssen, obgleich sie nicht seine beliebteste Beute ist. Auch die Seesterne greifen *Haliotis* an.

Wenn das Tier von Wellen oder Feinden oder auf andere Weise gestört wird, faßt es mit der breiten Fußsohle, die sich auf dem Gestein ausbreiten kann, sogleich außerordentlich festen Halt. Fortwährend wird von den Drüsenzellen der Sohle Schleim abgesondert.

Um sich noch weiter zu schützen, zieht das Tier seinen Schalenmuskel zusammen, und dabei wird die dachförmige Schale so nahe wie möglich an die Oberfläche des Gesteines gebracht. Wegen der flach ausgebreiteten Form der Schale ist es bei der Zusammenziehung von Vorteil, daß die Muskelfasern ziemlich senkrecht von der Schale zur Fußsohle verlaufen, weil dadurch die Kraft der Zusammenziehung direkt wirksam ist; ein weiterer Vorteil beim Anziehen der Schale ist die symmetrische Lage der Fasern. Aus diesen Betrachtungen erklärt sich die Hypertrophie des schon vorher größeren rechten Schalenmuskels und seine Verlagerung vom Rande bis zum Zentrum des Tieres. Die Hauptfasern sind mit dem einen Ende an der Innenfläche der Schale befestigt, das andere Ende befindet sich unmittelbar oder fast unmittelbar unter dem Epithel der Fußsohle, die sich fest gegen die Felsenoberfläche anlegt. Wegen der zentralen Lage des großen Schalenmuskels und seiner großen Insertionsfläche verlaufen viele Fasern ziemlich senkrecht zwischen der Schale und der Fußsohle. Weil das Tier gewöhnlich auf der Unterseite der Gesteine kriecht, wirkt sein Gewicht der Adhäsion entgegen, und auch deswegen ist ein zentraler Schalenmuskel von Vorteil, weil das Kraftzentrum der Adhäsion sich in der Nähe des Schwerpunktes befindet.

Bei der Zusammenziehung verkürzt das Tier zunächst die Muskeln des Mantelrandes und des Epipodiums, wodurch es fast den ganzen Körper unter den Schutz der Schale bringt. Die einzigen Körperteile, die noch ungeschützt bleiben, sind die starken warzenähnlichen Fortsätze des Epipodiums.

Die Färbung des Tieres erklärt sich zum Teil als Schutzeinrichtung gegen Feinde, wie die Tintenfische (*Octopus*), die sich bei der Jagd hauptsächlich durch den Gesichtssinn leiten lassen. Zum Teil mag das Pigment der Körperwand vielleicht durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Haut entstanden sein. Es ist auch möglich, daß die Färbung der Haut ferner als Schutz der unterliegenden Blutlakunen gegen Lichtstrahlen dient, jedenfalls

hat das Pigment bei Landtieren und Menschen sehr oft diesen Zweck. Wenn diese Vermutung wohlbegründet wäre, würden sich die Pigmentstreifen an den Tentakeln, auf der ventralen Oberfläche des Mantels u. s. w. vielleicht dadurch erklären lassen. Es ist auch bemerkenswert, daß *Haliotis* sich gewöhnlich in dunklen Winkeln versteckt.

Das so häufige Vorkommen von Fühlern und anderen Sinnesorganen um den ganzen Schalenrand herum erklärt sich als Schutzvorrichtung unter den speziellen Lebensbedingungen des Tieres, das in eng begrenzten Räumen bleibt, wo Meeralgen, Gesteine u. s. w. den Weg häufig versperren.

Obgleich das Tier in so mannigfaltiger Weise Eindrücke seiner unmittelbaren Umgebung aufnehmen kann, fällt es hier und da vom Gesteine ab, wenn es an dessen unregelmäßiger, mit Hindernissen versehener Oberfläche umherkriecht. Weil die Schale der schwerste Teil des Körpers ist, wird sie beim Fall nach unten zu liegen kommen, dann ist das Tier den Wellen und seinen Feinden preisgegeben und die Gefahr wird noch erhöht, weil die bloßgelegte Fußsohle gelb ist und darum von der Umgebung scharf absticht. Daher hat zweifellos die natürliche Zuchtwahl dahin gewirkt, daß bei dieser Gelegenheit das Verhalten des Tieres die Gefahr möglichst vermindert.

Zu diesem Zwecke biegen sich die lateralen Ränder der Fußsohle gegeneinander (Fig. 3), wodurch die so auffallende gelbe Oberfläche der letzteren zum Teil verdeckt wird. Dadurch wird die Fußsohle schmaler und die Fasern, die der Längsachse des Tieres mehr oder weniger parallel verlaufen, werden sich deshalb in der Längsrichtung freier ausstrecken können.

Zunächst verlängert sich der Schwanzfortsatz des Fußes, und mit demselben sucht das Tier eine passende Stelle am Boden, fest und glatt genug, um beim Umwenden als Stützpunkt zu dienen. Hierbei leisten die Fühler der Hinterenden des Epipodiums gute Dienste, und vielleicht auch das Sinnesepithel der Oberseite des Schwanzfortsatzes.

Sobald das Tier eine passende Stelle gefunden hat, faßt die Spitze der Sohle des Schwanzfortsatzes (Fig. 3) festen Halt und die Muskelfasern, die von dieser Spitze bis zur Ansatzstelle des Schalenmuskels gegen die Schale verlaufen, verkürzen sich und ziehen dadurch den Körper des Tieres etwas näher an den Stützpunkt.

Auf diese Weise wird die Berührung des Bodens für einen

weiteren Teil der Fußsohle ermöglicht. Dieser Prozeß wird wiederholt, bis die Kraft des Zusammenziehens genügt, um die Schale (und den Körper) vom Boden aufzuheben, und nachher treten immer größere Teile der Sohle mit dem Boden in Berührung. So erhält die Schale allmählich eine aufrechte Lage und kommt schließlich wieder über den Körper zu liegen. Dann fällt natürlich das Tier mit der Sohle nach unten und kann wieder auf dem Boden kriechen.

Eine möglichst große Bewegungsfreiheit des Schwanzfortsatzes ist bei diesem Verfahren sehr vorteilhaft und wird durch die zentrale Lage des Schalenmuskels gesichert. Paarige Muskeln auf den Seiten könnten so mannigfaltige Bewegungen nicht ermöglichen.

Die Möglichkeit des Eintretens von Fremdkörpern in die Branchialhöhle bildet bei der Lebensweise des Tieres eine besondere Gefahr. Auch wird der Respirationsprozeß oft durch trübes Wasser gehemmt, weil das Tier immer nahe am Boden bleibt. Um die nur zeitweise eintretenden günstigen Bedingungen möglichst vollständig auszunutzen, haben sich die Ktenidien bedeutend verlängert, während sich die Branchialhöhle gleichzeitig vertieft hat; das Osphradium ist auch, nach den Angaben BERNARDS (2), höher entwickelt als bei den anderen Diotocardiern.

Das Vorhandensein eines Schlitzes, und besonders eines so langen Schlitzes wie er für den Austritt des Wasserstromes aus einer so tiefen Branchialhöhle nötig wäre, würde aber die Gefahr des Eintretens von Fremdkörpern erhöhen, weshalb die natürliche Zuchtwahl Formen gezüchtet hat, die mehr und mehr die Tendenz zur Umwandlung des Schlitzes in eine Serie kleiner Löcher zeigten.

Die Entstehung dieser immer zunehmenden Serie von Löchern verlangte in der schalenbildenden Zone des Mantels eine periodische Aenderung der sekretorischen Tätigkeit, und die Erklärung einer solchen Periodizität bietet Schwierigkeiten.

Es ist selbstverständlich, daß der Schlitz sich am Rande schließen und sich auf diese Weise in ein Loch umwandeln konnte. Mit dem weiteren Wachstum des Schalenrandes wurde das Loch später ziemlich weit vom Rand entfernt; so teilte sich der Wasserstrom und floß teilweise durch das Loch, teilweise am Rande nach außen. Der am Rande austretende Strom mußte das Wachstum der Schale an seinem Austrittspunkte verhindern, weshalb sich ein neuer Schlitz entwickelte und sich später in ein zweites Loch umwandelte.

Bei *Haliotis* aber sind die Verhältnisse weiter differenziert.

Es gibt 6 (5—7) offene Löcher und der Austritt des respiratorischen Wasserstromes findet hauptsächlich durch das zweit-, dritt- und viertälteste statt. Die zwei jüngsten kommen bei dieser Funktion weniger in Betracht, durch diese letzteren treten aber zwei der Schlitztentakel des Mantels hervor (Fig. 1 u. 4). Wegen des Wachstums des Schalenrandes muß jeder Tentakel sich periodisch von seinem Loch trennen und mit dem nächst jüngeren in Verbindung treten. Vermutlich ist es auf diese Weise zu stande gekommen, daß ein Schlitztentakel periodisch am Rande hervortrat und das Wachstum der Schale verhinderte, so daß ein neuer Schlitz (später ein neues Loch) sich bildete. Beim Tiere aber sehen wir, daß das neue Loch schon fast fertig gebildet ist, bevor sich der Tentakel vom alten Loch trennt, und diese Tatsache ermöglicht die weitere Vermutung, daß mit der Zeit schon die Anstrengung des Tentakels, wenn er wegen des Wachstums der Schale nur noch mit Schwierigkeit durch das alte Loch hervortreten kann, als Reizmittel zur Bildung eines neuen Schlitzes dient. Ohne weitere Kenntnisse, besonders der Embryologie, wäre es nicht angezeigt, weiter in die Entwicklungsgeschichte dieser Serie von Löchern einzugehen.

Die Umwandlung des Schlitzes in eine Reihe von Löchern hat die Gefahr des Eintretens von Fremdkörpern in die Branchialhöhle bedeutend vermindert, doch bleibt es nach wie vor von Vorteil für das Tier, die Branchialhöhle vollständig schließen zu können, wenn, durch das Osphradium oder, durch die zahlreichen anderen Sinnesorgane, Eindrücke aus der Umgebung erhalten werden, die Gefahr anzeigen.

Die muskulösen Ränder des Mantels an den Seiten des Schlitzes können sich fest aneinander legen, um den Eintritt von oben zu versperren. Dann muß nur noch die große vordere Oeffnung der Branchialhöhle geschlossen werden.

Da der kleine linke Schalenmuskel in der linken Wandung des vorderen Teiles der Branchialhöhle von der Schale bis zum Fuße verläuft, wird die Verkürzung desselben die Oeffnung verkleinern. Auf der dorsalen Seite der Oeffnung zieht sich der verdickte Mantelrand zusammen und die Falten, die dadurch entstehen, schließen den Weg teilweise ab. Auf der ventralen Seite der Oeffnung ist das Epipodium sehr stark entwickelt, und beim Zusammenziehen entstehen Falten, wie beim Zusammenziehen des Mantelrandes. Diese Falten helfen die Oeffnung vollständig abschließen.

Zum Schlusse sei wiederholt, daß die Verflachung des Tieres die ungünstige Einwirkung des Wellenschlages vermindert hat. Die Ausbreitung der Fußsohle hat die Adhäsionsfläche und damit die Adhäsionskraft zu gleicher Zeit vergrößert, wir finden aber die vollständig ovale Form des Fußes der *Docoglossen* nicht, weil, im Gegensatz zu den *Docoglossen*, das Kriechen für *Haliotis* in erster Linie wichtig ist, während sich bei den *Docoglossen* eine andere Schutzvorrichtung entwickelt hat.

### III. Der Darmkanal.

Der Bequemlichkeit halber habe ich meine Beschreibung in 4 Hauptabschnitte eingeteilt:

A. Beschreibung des Mundes und des Munddarmes. Die hintere Grenze des Munddarmes setze ich, mit WEGMANN, ganz willkürlich an die Stelle, wo die dorsale und die ventrale Klappe in den Hohlraum des Darmes vorspringen. Hierbei kommen auch die Buccaldrüsen, die Buccaltaschen und der Zungenapparat in Betracht.

B. Beschreibung des Schlundes oder Oesophagus, der von der soeben erwähnten Grenze bis in die Nähe der rechten Hinterecke der Eingeweidemasse verläuft. Dort biegt der Darm sehr scharf um und dann ändert sich der Charakter der Darmwand. Diesen Punkt nehme ich willkürlich an als die Grenze zwischen Oesophagus und Magen, obgleich WEGMANN (38) den letzteren Teil des hier genannten Oesophagus als Magen betrachtet und HALLER (16) die Region vor und nach der Umbiegung.

C. Beschreibung des Magens, der von rechts nach links im hintersten Teile der Eingeweidemasse verläuft. Die Beschreibung der großen sogen. Verdauungsdrüse und des spiraligen Coecums gehört auch hierher.

D. Beschreibung des Dünndarmes und seiner Endregion, des Enddarmes.

#### A. Mund und Munddarm.

Die Schnauze ist von einem Epithel ausgekleidet, das demjenigen an den Seiten des Fußes (s. o. 1. Kap.) sehr ähnlich ist und ist mit ganz ähnlichen Hautwarzen versehen (Fig. 9). In der Körperwand unter diesem Epithel befinden sich hauptsächlich:

- a) ein Spinktermuskel, der aus Ringfasern besteht;
- b) mehr oder weniger radiale Fasern, besonders solche, die sich bis in die zahlreichen Papillen der Lippen erstrecken.

Das Epithel der Lippen und ihrer Papillen enthält zahlreiche hohe Sinneszellen, zwischen denen sich auch Drüsenzellen und Stützzellen befinden. Letztere kommen natürlich besonders in den Rinne zwischen den Papillen vor, und hier sind die Zellen pigmentiert. Dieses Epithel sondert eine deutliche Cuticula ab (Fig. 25a).

Innerhalb des Mundes finden wir folgende Ein- und Ausbuchtungen der Darmwand, die mit derselben beschrieben werden müssen:

1) Das dorsolaterale Epithel auf jeder Seite springt nach vorn und unten vor (Fig. 15 u. 18) und der vorspringende Teil sondert eine sehr dicke Cuticulabildung ab, die den Kiefer darstellt.

2) Das Gewebe unter der ventralen Wand des Rohres hat sich differenziert zur Bildung des Stützbestandteiles des Zungenapparates, der, immer von Darmepithel ausgekleidet, nach vorn und oben in den Darmraum vorspringt.

3) In der ventralen Oberfläche ist eine lange Ausbuchtung, die Radulascheide, deren Sekret, die Radula, in der Vorderregion auf der dorsalen Oberfläche des Stützbestandteiles des Zungenapparates liegt.

4) An der dorsalen Wand sind zwei große Ausbuchtungen, die Buccaltaschen (Fig. 16 u. 20).

5) Gleich vor den Oeffnungen der Buccaltaschen befinden sich die Oeffnungen der Buccal- oder sogen. Speicheldrüsen, die auch durch Ausbuchtung des Darmepithels entstanden sind.

Innerhalb des Mundes ist das ventrolaterale Darmepithel mäßig hoch, sondert aber eine außerordentlich dicke Cuticula ab (Fig. 25b). In dieser Region hat HALLER Sinnesknospen oder „Geschmacksbecher“ gefunden, deren Existenz ich nicht bestätigen kann, die Cuticula ist hier überall dick und die Zellen sind fast alle gleich.

Weiter hinein bildet das Epithel des Munddarmes, wie oben (1) erwähnt, ein Paar seitliche Wülste, auf deren Oberflächen ein Paar Kieferplatten abgesondert werden. Hier bestätigen meine Beobachtungen die Angaben THIELES (35). Das Epithel des vorspringenden Wulstes (Fig. 30) besteht aus sehr regelmäßigen Zellen mit hellen Kernen und deutlichen Nukleolen. Die Zellen sind offenbar durch kleine Lücken voneinander getrennt. Solche Zellen bekleiden die gegen den Darmraum gekehrte Seite des Wulstes; gegen die dorsale Darmwand und an der lateralen Seite des Wulstes (Fig. 18)



hört diese Spezialisierung auf. Das nicht so spezialisierte benachbarte Epithel sondert eine gewöhnliche, aber dicke Cuticula ab, die mehr oder weniger über die eigentliche Kiefersubstanz hinausragt (Fig. 18). Das spezialisierte Epithel sondert Stäbchen ab. Ein Stäbchen, das gerade an der posterodorsalen Grenze dieses Epithels abgesondert wird, wird mit dem Wachstum nach vorn und unten geschoben. Auf diese Weise kommt seine Basis mit anderen Zellen dieses Epithels in Kontakt und erhält von diesen letzteren eine weitere Absonderung, u. s. w. Diese kontinuierlichen Absonderungen verlängern die Stäbchen, die zuerst unter der soeben erwähnten gewöhnlichen Cuticula liegen, später aber gegen den Rand des Kiefers frei vortreten und dann dunkelbraun sind. Vermutlich hat die Cuticula ursprünglich den ganzen Kiefer ausgekleidet. In diesem Falle wäre der Kiefer wahrscheinlich durch eine weitere Spezialisierung einer Cuticula entstanden, welche derjenigen der ventrolateralen Wand (Fig. 25b) ähnlich war. In dem tieferen Teil der letzteren ist die abgesonderte Cuticula jeder Zelle von derjenigen der benachbarten Zelle abgegrenzt. Bei der Kieferplatte hat die besondere Entwicklung dieser begrenzten Stücke (die Stäbchen) das Abbrechen der äußerlichen Cuticulaschicht gegen die Spitze verursacht, oder vielleicht ist die Cuticula der Kieferspitze durch den Gebrauch abgerieben worden. Das Epithel des Spaltraumes zwischen dem Kieferwulste und der eigentlichen Darmwand ist sehr niedrig, am Hinterende des Raumes aber ist es gefaltet und etwas drüsig, wie HALLER beschrieben hat, nur ist er zu weit gegangen, wenn er von einer besonderen Drüse sprach.

Der Zungenapparat springt nach vorn und oben in den Darmraum vor. Er besteht aus dem modifizierten Epithel (Radulascheide u. s. w.) der Darmwand, der Radula und dem unterliegenden Gewebe (Stützbestandteil).

Unter der Spitze des Apparates bleibt ein kleiner Sack, dessen obere Wand Spezialisierung zeigt. Im einfachsten Falle sollte sich die obere Wand des Sackes an ihrem Vorderrand umbiegen und in den Boden des eigentlichen Munddarmes oder, in der Medianregion, in das Epithel des Zungenapparates übergehen. In der Tat aber finden wir kompliziertere Verhältnisse.

In der Medianlinie befindet sich eine Ausbuchtung, der Subradularhöcker (Fig. 14 u. 18). Meine Beobachtungen über diese Bildung stimmen mit den Angaben WEGMANNs nicht überein. Er sagt:

„La membrane élastique est très lisse, sauf au sommet, où il se développe une partie cornée rugueuse parcourue par des bourrelets transversaux, peu élevés, mais durs et résistants, qui constituent une sorte de râpe. Cette portion est jaune, et quand le bulbe est retiré, elle s'oppose juste aux mâchoires supérieures, On peut donc considérer cette formation cornée comme une mâchoire inférieure impaire.“

In meinen Schnitten (Fig. 29) ist die Cuticula des Höcker-epithels bedeutend dünner als diejenige (Fig. 25a) der gegenüberliegenden Darmwand. Das Epithel ist in Querfalten gelegt und besteht aus Stützzellen, zwischen denen Drüsenzellen und vielleicht auch einige Sinneszellen vorkommen. Auf jeder Seite des Höckers streckt sich nach oben ein offenbar sehr variabler Fortsatz, der sich dicht an den Rand und an die äußere Oberfläche des ventralen Teiles des Kiefers anlegen kann (s. die punktierten Linien Fig. 18). Beim Zurückziehen des Zungenapparats treten die Ränder der Kiefer zusammen, um die abgeschabten Stücke in den Munddarm zu führen, und diese Verbindung zwischen Zungenapparat und Kiefernrand sichert wahrscheinlich die Wirksamkeit des Vorganges.

Sonst ist das Epithel, daß den Zungenapparat bedeckt, demjenigen ähnlich, das den Kiefer absondert. Es sondert selbst eine dicke Cuticula ab, auf welche sich der ausgewachsene Teil der Radula ausbreitet. Diese Cuticula hat man „Basalmembran der Radula“ genannt.

Die Radulascheide stellt eine Ausbuchtung der ventralen Munddarmwand dar, die sich vom Darm durch die Einbuchtung der ventrolateralen Wände der letzteren abschließt (Fig. 19 und 20). Das Vorderende der Radulascheide streckt sich deshalb bis an die lateralen Wände des Munddarms, d. h. es bedeckt die ganze Breite des Zungenapparats (Fig. 19 und 20) und besteht aus einem medianen und einem Paar seitlicher Teile. Letztere könnten „Raduladivertikel“ genannt werden und sind von gewöhnlichem niedrigem Epithel ausgekleidet.

Die seitlichen Einbuchtungen treffen sich in der Medianlinie und ihre verwachsenen Enden biegen sich ventralwärts, so daß die nun geschlossene Radulascheide im Querschnitt eine fast zweikammerige Form annimmt.

An der medioventralen Linie des Querschnittes finden wir die Anlage des Rhachiszahnes, die Anlagen der Lateral- und Marginalzähne entwickeln sich auf den Seitenwänden der Scheide, so daß die Zähne, die sich im ausgewachsenen Zustande zu äußerst be-

finden, gegen die dorsale Seite der Scheide liegen. Die Spitze der Radulascheide ist gegabelt. Der Rhachiszahn (Fig. 24a) ist sehr einfach gebildet und besitzt nur ein laterales Zähnnchen. Der erste Lateralzahn (Fig. 24b) ist nicht stark, und auch der zweite, obgleich er (Fig. 24c) mächtiger ist und bei weitem nicht so stark, wie die drei folgenden Glieder der Reihe (Fig. 24d—f), die zu oberst auf den Rändern der Längsrinne des Zungenapparats (s. u.) liegen. Mit dem sechsten Zahne fängt auf jeder Seite die Serie der Marginalzähne an, auf deren eingekrümmten Rändern sich lateralwärts allmählich Zähnnchen entwickeln, bis auf 5 Paar Spitzen pro Zahn; die alleräußersten Zähne besitzen keine Zähnnchen. Vom sechsten Zahne an nehmen die Marginalzähne an Breite ab. Man sieht auf den ersten Blick, daß die Radula von *Haliotis* viel mehr spezialisiert ist als die von *Pleurotomaria*, obgleich die Borstenbündel der Zähne des letzteren Tieres bei *Haliotis* nicht vorhanden sind.

Mit dieser kurzen Beschreibung der Radula werde ich mich begnügen, weil ihre Merkmale schon oft beschrieben worden sind. Die schon längst bekannte Bildung der Zähne braucht auch nur kurz erörtert zu werden.

Der Querschnitt der Radulascheide zeigt uns (a) die Außenwand, (b) das Gewebe der erwähnten Einbuchtung der dorsalen Wand, das den freien Raum ausfüllt, und (c) die Zahnanlagen zwischen (a) und (b). Das Epithel der Außenwand sondert eine Cuticula ab, deren Stückchen die Zahnanlagen darstellen.

Das Epithel, das die dorsale Einbuchtung auskleidet, füllt die Zwischenräume zwischen diesen Anlagen aus und sondert Cuticularschichten ab, welche die Anlagen allmählich verdicken. Das Vorrücken der Zähne wird durch das Wachstum verursacht, wobei die Zähne immer weiter nach vorn gelagerten Zellen gegenüber zu liegen kommen und neue Cuticularschichten erhalten.

Auf der Oberseite (Epithel der Einbuchtung) bilden die neuen Schichten die Form des Zahnes aus, auf der Unterseite bilden sie zuerst die Anlagen und dann die Basalmembran der Radula. Die Zellen, besonders die des Epithels der Einbuchtung, sind in ihrer Größe sehr verschieden, je nachdem sie z. B. gegenüber einer Zahnspitze oder zwischen zwei Zähnen liegen. Sie sind gewöhnlich cylindrisch mit mehr oder weniger median gelagerten Kernen.

Der Stützbestandteil des Apparats zeigt eine V-Form, d. h. seine dorsale Oberfläche besitzt eine Längsrinne, auf deren Seiten der ausgewachsene Teil der Radula liegt. Dieser Teil des Apparats besteht aus Skelettbildungen und Muskulatur.

Erstere sind zweierlei Art — Knorpelstücke und derbe Stücke oder Schichten von Bindegewebe. Das schon gut bekannte Knorpelgewebe besteht aus kleinen viereckigen Gruppen von 2—4 Zellen, mit einer Schicht Knorpelsubstanz um die Zellgruppe herum. Die andere Art von Skelettgewebe gleicht dem Gewebe, das unter den Epithelfalten des Darmes vorkommt; es besteht aus multipolaren oder ziemlich einfachen Bindegewebezellen und einer offenbar strukturlosen gallertähnlichen Grundsubstanz.

Es finden sich ein Paar starker, langgestreckter Hauptknorpel und ein Paar kleinerer hinterer Nebenknorpel, die das Hinterende der Hauptknorpel umhüllen und mit denselben in dieser Gegend durch ihre zusammengewachsenen äußeren Schichten fest verbunden sind. Im äußeren Teil sind die Zellen in Schichten statt in viereckigen Paketen gelagert. Die Hauptmasse des Hinterknorpels befindet sich an der Seite des Hauptknorpels und nicht hinter dem letzteren.

Im Querschnitt stellen die Hauptknorpel eine V-Form dar. Am ventralen Rande, d. h. an der Spitze des „V“ und gegen das Hinterende sind diese Knorpelstücke durch ein Band von Knorpelsubstanz verbunden (Fig. 14).

Das Skelettgewebe mit gallertähnlicher Grundsubstanz zeigt die Tendenz, sich im allgemeinen unter dem den Apparat auskleidenden Epithel zu entwickeln.

Es befindet sich hauptsächlich:

- a) An der Spitze des erwähnten „V“, wo sich die Hauptknorpel berühren,
- b) hinter jener Stelle, wo sich der Munddarm von der Radulascheide abtrennt,
- c) an den Seiten des Munddarms in der vorderen Region, und in der Gegend des Kiefers,
- d) unter dem Epithel in der Gegend des Subradularhöckers,
- e) besondere getrennte Verdickungen der letzt erwähnten Gewebeschicht stellen ein Paar Skeletteile dar, die unmittelbar unter dem Muskel (13) liegen (Fig. 18 und 19). Diese, meines Wissens noch nicht bekannten, Stücke haben ein besonderes morphologisches Interesse, weil ihre Lage und Verhältnisse denen der „cartilages lateraux inférieurs“ (AMAUDRUT, 1) von Patella entsprechen.

Die Muskeln, welche die Zunge bewegen (Fig. 14) teile ich der Bequemlichkeit halber in 4 Gruppen ein:

a) Die Muskeln, welche die Zungenknorpel und Körperwand verbinden,

b) die Muskeln, welche das eine Ende gegen die Basalmembran der Radula ansetzen,

c) die mit b verwandten Muskeln, welche durch die erwähnten Bindegewebsschichten verlaufen oder sich an die derben Stücke anheften,

d) die Muskeln, die zwischen den verschiedenen Knorpeln verlaufen.

a) In der ersten Gruppe befinden sich:

1) Die Protraktormuskeln, die vom ventralen und ventrolateralen Vorderrand der Hinterknorpel bis zur ventralen und ventrolateralen Lippenregion verlaufen.

2) Muskeln, welche die Seiten der Hauptknorpel mit der ventrolateralen Kopfwand verbinden. Diese Muskeln liegen ziemlich weit vorn.

3) Ein unpaarer Muskel, der vom Hinterende des Stützapparates nach hinten bis zur großen Muskelmasse (Fuß- und Schalenmuskel) verläuft.

Verkürzung von 1) zieht die Zunge vorwärts (Vorstülpen des Zungenapparates). Beim vorgestülpten Zustande der Zunge sind die Muskeln 2) und besonders 3) straff gespannt, weshalb ihre Verkürzung den Apparat wieder zurückzieht.

b) Unter der zweiten Gruppe sind:

4) Ein Paar Muskeln, die sich nahe an der Medianlinie auf der ventralen Seite befinden. Die Vorderenden dieser Muskeln haben ihre Ansatzstelle gegen die innere Oberfläche des Subradularhöckers, und am Hinterende verlieren sich die Fasern in dem Gewebe, das die pleuropedale Nervenmasse bedeckt.

5) Ein Paar Muskeln, die sich vorn mit der inneren Oberfläche des Subradularhöckers, seitlich von 4), verbinden und am Hinterende sich an den ventralen Vorderrand der Hinterknorpel ansetzen.

6) Ein ganz dünnes Band, das von der Unterseite der Radulascheide nach vorn in der Medianebene frei verläuft. Auf dem Wege teilt es sich und die zwei Teile heften sich, einer auf jeder Seite, zwischen den Ansatzstellen von 4) und 5), an die innere Oberfläche des Höckers an. Dieses Band hat AMAUDRUT zuerst beschrieben.

7) Viele Muskelfasern, die sich an den Seiten des Apparates an die Basalmembran anheften und bis zu den lateralen Rändern der Knorpel verlaufen.

8) Ein Paar Muskeln, die in der Rinne des V verlaufen. Die Hinterenden dieser Fasern heften sich an die inneren Oberflächen der Hinterknorpel an, die Vorderenden breiten sich gegen die Unterseite der Basalmembran des freiliegenden Teiles der Radula aus und heften sich an diese Membran an.

9) Fasern, die mit 2) verlaufen, aber sich an die Seiten des Höckers statt an die Seiten der Hauptknorpel anheften.

Ueber die Funktion dieser Muskeln läßt sich folgendes vermuten.

4) erhält die Spannung der Basalmembran (und Radula) in der Längsrichtung, besonders beim vorgestülpten Zustande des Apparates aufrecht. 5) ist auch dabei beteiligt, muß aber hauptsächlich beim zurückgezogenen Zustande des Apparates in Funktion treten. Im letzteren Zustande sind die Fasern 4) etwas schlaff, weil das Hinterende ziemlich fest an derselben Stelle bleibt, während das Vorderende sich mit dem Apparat nach hinten bewegt. 4) 5) und 6) zusammen beherrschen die Bewegungen des Höckers. 7) erhält die Spannung der Basalmembran in der Querrichtung und 8) den Kontakt dieser Membran mit dem unterliegenden Stützapparat aufrecht. 9) funktioniert in Beziehung auf die vorderste Region der Membran wie 7) auf den übrigen Teil der Membran.

c) In der 3. Gruppe befinden sich:

10) Muskelfasern, die sich an den ventrolateralen Bindegewebsstücken anheften und in der Querrichtung verlaufen, d. h. die zwei Stücke miteinander, mit dem dorsolateralen Epithel des Apparates und vielleicht auch mit dem Höcker verbinden.

11) Muskelfasern, die in das Bindegewebe der Trennungslinie zwischen Munddarmraum und Radulascheide ausstrahlen, und sich am Hinterende hauptsächlich mit der Radulascheide verbinden, 10) vermittelt offenbar die Regulierung des Unterteiles der Basalmembran und 11) reguliert die Kommunikation zwischen Darmraum und Radulascheide. 10) scheint weniger entwickelt und differenziert zu sein als bei Patella und es läßt sich fragen, ob die Bindegewebsstücke und Muskeln Anlagen der weiter entwickelten Einrichtungen von Patella darstellen.

d) Die 4. Gruppe von Muskeln besteht aus:

12) Muskelfasern, welche die Haupt- und Hinterknorpel verbinden. Sie setzen sich gegen die Hauptknorpel, besonders an den lateralen Rändern und einem Paar Höcker auf ihrer ventralen Oberfläche an.

13) Muskelfasern, welche die Hautknorpel auf ihrer ventralen Seite verbinden.

12) reguliert die Verhältnisse zwischen Haupt- und Hinterknorpeln und 13) vermittelt die innige Berührung der ventralen Ränder der Hauptknorpel. Verkürzung von 13) öffnet wahrscheinlich die V-Rinne in der dorsalen Oberfläche des Apparates.

Im Kapitel über das Blutgefäßsystem wird erwähnt, daß die Radulascheide innerhalb der Höhlung der Aorta liegt. Einige der unregelmäßigen Fasern der Aortawand verlaufen frei nach der Wand der Radulascheide.

Obige Beschreibung bestätigt in den meisten Punkten die Angaben AMAUDRUTS (1). Der spezialisierte Zweck seiner Arbeit macht es aber hier und da schwierig, seine Angaben über ein einzelnes Tier zusammenzufassen. Die oben erwähnten derben Stücke Bindegewebe (p. 266) hat er nicht gesehen.

*Haliotis* frißt hauptsächlich die Diatomeen und Meeralgen seiner Umgebung. Beim Fressen legt das Tier seine papillösen Lippen an die Oberfläche der Alge an, wenn letztere durchsichtig ist, kann man den Vorgang genauer beobachten (Fig. 12). Zuerst strecken sich die Papillen der Lippen an den beiden Seiten aus, wodurch die Mundöffnung in der Richtung der Querachse am breitesten wird, so wie der Mund der *Docoglossen* im normalen Zustande. Dieser Kontrast zwischen den beiden Gruppen läßt sich bei weiterer Beobachtung aus der Lebensweise erklären. Wegen des festen Haltes ist es ein Vorteil für *Haliotis*, wenn im zusammengezogenem Zustande die Fußsohle (Adhäsionsorgan) eine ovale Form annimmt. Deswegen müssen sich die vorderen Lappen der Fußsohle, die dem Schutz der Schnauze dienen, an den Seiten der Schnauze nach vorn ausstrecken, um die letztere vollständig zu umhüllen und das Oval zu vervollständigen; diese Lappen aber können nicht sehr breit sein, weshalb die Schnauze, der Wirksamkeit halber, möglichst eng sein muß. Der breite Mund der *Docoglossen* dagegen ist bei der ganz anderen Schutzeinrichtung dieser Tiere kein Nachteil, und ermöglicht das Abreißen der Diatomeen, Meeralgen u. s. w. von einer größeren Oberfläche. Nach dem Ausstrecken der Lippenpapillen sieht man sehr deutlich mehr oder weniger konzentrische Reihen von weißlichen Papillen mit dazwischen verlaufenden dunkel pigmentierten Rinnen (Fig. 12). Zunächst zieht sich der zentrale, d. h. innere Teil der Lippen von der Algenoberfläche weg, worauf man innerhalb des Randes die zwei seitlichen Kieferplatten sieht, die sich sogleich voneinander abheben, um das Vorstülpen des Zungen-

apparates zu ermöglichen. Die Spitze des Apparates berührt beim Vorstülpen die Alge, und wenn das Tier auf dem Punkt ist, das Organ zurückzuziehen, wird von der Radula ein kleines Stück der Alge abgeschabt. Dann wird der Apparat weiter zurückgezogen, bis er innerhalb der Lippen verschwindet und die zentralen Papillen derselben mit der Alge wieder in Berührung kommen, um den Bissen in den Darm zu befördern. Es ist bemerkenswert, daß die äußeren Papillen der Lippen sich beim Fraß fortwährend gegen die Alge anlegen, so daß die abgeschabten Stücke nicht entweichen können.

Gleich unter der Spitze des Apparates befindet sich der Subradularhöcker (Fig. 14), der, wie THIELE vermutet, mit der Radula zusammen die Stücke ins Innere zu befördern hilft. Die borstigen hervortretenden Ränder der Kiefer helfen wahrscheinlich auch mit. Gehen wir jetzt über zur eigentlichen Darmwand!

Das Epithel in der unmittelbaren Gegend des Mundes ist oben beschrieben worden bis auf dasjenige der Kieferwülste und des Zungenapparates.

Weiter nach hinten in der dorsalen Wand treffen wir folgende Spezialisierungen: In der Medianlinie (Fig. 18—20) befinden sich verlängerte Zellen mit länglichen Kernen (Fig. 32), diese Zellen tragen im allgemeinen Flimmerhaare, zwischen ihnen kommen aber auch Drüsenzellen mit mehr rundlichen Kernen vor. An den Seiten der medianen longitudinalen Einbuchtung befinden sich ein Paar Längsrinnen (Fig. 18—20), welche zahlreiche Drüsenzellen und dazwischen liegende Stützzellen (Fig. 26 *e*) besitzen.

Lateralwärts von diesen Rinne n biegt sich die Darmwand nach unten (Fig. 18—20) und hier sind die Zellen denen der Medianregion ähnlich. Dann biegt sich die Wand lateralwärts und hier mündet auf jeder Seite eine Buccaldrüse in den Darm ein. An den Seiten dieser Oeffnungen ist der Darmraum in der Querrichtung ziemlich ausgedehnt, und im Dach dieses lateralen Teiles sind die Zellen lang, besitzen eine unregelmäßige Cuticula und lassen sich in Drüsenzellen und Stützzellen einteilen (Fig. 26 *a* u. *b*). In der Nähe der Einmündungen der Buccaldrüsen selbst sind die Drüsenzellen niedriger und denen der Buccaldrüsen ähnlicher (Fig. 27). Das soeben erwähnte Band von langen Zellen (Fig. 18—20) stellt ein charakteristisches Merkmal des Munddarmes dar. An seiner Seite befindet sich eine kleine dorso-laterale Ausbuchtung (d. h. eine Rinne), deren Epithel viel niedriger, jedoch drüsiger ist (Fig. 19). In dieser Rinne, aber bedeutend weiter nach



hinten, findet sich das Vorderende der Oeffnung der Schlundtasche (Fig. 20). Ventralwärts nehmen die Zellen noch an Höhe ab und werden bald nur gewöhnliche Zellen eines niedrigen Epithels. Hier erscheint in einer gewissen Ebene (Fig. 19 u. 20) die Einbuchtung, welche die Radulascheide und ihre Divertikel vom eigentlichen Darmraum trennt (s. oben).

Die Buccaltaschen stellen ein Paar ovale Ausbuchtungen der dorsalen Darmwand dar, die durch lange schlitzförmige Oeffnungen in den Darmraum einmünden. Ihr Epithel ist hoch und besteht aus Drüsenzellen und Stützzellen. Das Vorderende der Taschenöffnung befindet sich fast unmittelbar hinter der Oeffnung der Buccaldrüse (Fig. 16). Die Buccaldrüsen sind acinös gebildet, ein Ausführungsgang ist aber kaum differenziert, nur gegen die Einmündung in den Munddarm kommen Stützzellen häufiger vor. Die Drüsenzellen der dorsalen Munddarmwand sind sehr verschieden, jedoch lassen sie sich auf einen allgemeinen Typus zurückführen. Die Drüsenzellen der lateralen Teile des Daches (Fig. 26) und der Buccaltaschen (Fig. 28) sind sehr verlängert, diejenigen aber der Buccaldrüsen (Fig. 27) und der dorsolateralen Furchen (Fig. 26c) bedeutend niedriger. Das Protoplasma zeigt immer eine Netzwerkstruktur und der Kern ist fast immer basal gelagert. Die auffälligen Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf die Empfindlichkeit des Protoplasmas und besonders des Sekretes für Kernfarbstoffe. Mit Hämatoxylin färben sich z. B. das Netzwerk und ganz besonders die Sekretropfen der Zellen der Buccaltaschen tief blau, dasjenige der Zellen der Buccaldrüsen weniger und dasjenige der Dachzellen des Munddarmes noch weniger, dasjenige der längsten Zellen am allerwenigsten. Die obere Hälfte einer Drüsenzelle ist sehr oft leer, wahrscheinlich weil das Sekret beim Tod der Zelle ausgepreßt wird. Der oberflächlichste Teil der Zellen läßt sich mit Plasmafärbstoffen deutlich färben, bildet aber kaum eine wirkliche Cuticula.

Die ventrale Munddarmwand ist oben bis auf die Radulascheide beschrieben worden und ist in Fig. 15 abgebildet. In der Hinterregion sind die Zellen denjenigen der gegenüberliegenden Regionen der Dorsalwand ziemlich ähnlich, d. h. im lateralen Teil kommen viele Drüsenzellen vor, die aber vorn bedeutend niedriger sind als die entsprechenden der Dorsalwand; im medianen Teile dagegen sind die Zellen hoch, regelmäßig und bewimpert. Als die hintere Grenze des Munddarmes werden hier die dorsale und die ventrale Klappe betrachtet, die in der Medianregion in ungefähr

derselben Querebene nach hinten in den Darmraum vorspringen. Das Epithel der Klappen gleicht ungefähr demjenigen der benachbarten Munddarmwand.

#### Nachtrag zur Beschreibung des Munddarmes.

In der Vorderregion unter der Basalmembran des zu Tage tretenden Teiles der Radula zeigt das Epithel, welches die Basalmembran absondert, eine ganz kleine mediane Längsrinne, die für sich allein kaum bemerkenswert wäre (Fig. 31). Sie entspricht aber einer viel größeren Ausbuchtung bei Fissurella und bei Emarginula ist diese Ausbuchtung noch bedeutend voluminöser. Ich glaube, daß Scissurella auch ein Ueberbleibsel dieser Ausbuchtung besitzt. Bei Emarginula, wo diese Bildung am besten entwickelt ist, ist ihr Epithel in Längsfälten gelagert und die Zellen sind lang, empfindlich für Hämatoxylin und mit rundlichen semibasalen Kernen versehen. Der Raum dieser Rinne enthält immer einen undeutlichen Inhalt, der vielleicht ein Absonderungsprodukt darstellt. Unter dem ventralen Epithel im hinteren Teile befindet sich gallertähnliches Bindegewebe. Bei Fissurella ist das Epithel regelmäßiger und statt des soeben erwähnten Bindegewebes finden wir weiter nach hinten wirkliche Knorpelsubstanz. Bei Haliotis ist die Rinne ganz klein und die Zellen unterscheiden sich kaum von dem benachbarten Epithel. Das gallertähnliche Bindegewebe ist auch hier vorhanden, die Muskeln (s. oben) heften sich daran an. Die Funktion dieser Ausbuchtung ist problematisch.

#### B. Der Schlund.

Zwischen den oben erwähnten Klappen fangen die Seitenwände des Darmes (Schlundes) an sich auszubuchten, um die Schlundtaschen zu bilden (Fig. 11 u. 19—23). Diese großen Taschen erstrecken sich weit nach hinten und breiten sich gegen den zentralen Teil des Schlundes aus, weshalb das Ganze den Eindruck macht, als ob der Darm sehr breit wäre und in seiner dorsalen und ventralen Wand große Längsfalten besäße. Auf der dorsalen Seite ist der zentrale Teil breiter als auf der ventralen, weshalb sich in der dorsalen Wand zwei getrennte Längsfalten finden, während die ventrale Wand eine gegabelte Falte zeigt. Diese Taschen bleiben ihrer ganzen Länge nach mit dem zentralen Teile des Schlundes in offener Kommunikation. Der Schlund ist,

auf dem Wege nach hinten, durch die riesige Entwicklung des großen Schalenmuskels nach links geschoben. Die Lage der Längsfalten sollte die Wirkung der Torsion der Eingeweidemasse um  $180^\circ$  zeigen, wie das bei anderen primitiven Gastropoden der Fall ist. Eine starke Torsion ist stets vorhanden, jedoch erreicht sie nicht  $180^\circ$ , wahrscheinlich weil der Druck der Dünndarmschlinge auf der rechten Seite des Schlundes diese Wirkung gestört hat. Die gegenseitigen Verhältnisse des Schlundes und seiner Taschen u. s. w. lassen sich am besten durch Abbildungen erklären, weshalb ich auf Fig. 19–23 verweise.

Das Schlundepithel besitzt überall eine braune Farbe und ist in Falten gelegt. Die Falten der Schlundtaschen verlaufen schräg, weshalb sie in mikroskopischen Präparaten in mannigfaltiger Weise geschnitten sind, sie besitzen sekundäre Fältchen und papillenähnliche Bildungen. Die Zellen des Taschenepithels sind massig, aber sehr verschieden hoch, sie besitzen gewöhnlich semibasal gelagerte Kerne, welche in den langen Zellen lang, in den niedrigen Zellen aber rundlich sind (Fig. 33b). Das ganze Epithel ist mehr oder weniger drüsiger und man kann nicht von einer wirklichen Cuticula sprechen. Ein auffälliger Unterschied zwischen diesen Zellen und denen der Ausbuchtungen des Munddarmes besteht darin, daß sich letztere mit Kernfarbstoffen, erstere aber mit Plasmafarbstoffen stark färben lassen. Das Epithel des zentralen Teiles des Schlundes ist in breiteren Falten gelagert. Die Zellen, besonders auf der Höhe der Falten, sind länger als diejenigen der Taschen und lassen sich in Drüsenzellen und Stützzellen einteilen (Fig. 33a). Wo überhaupt eine solche Differenzierung stattfindet, wird die Oberfläche eines drüsigen Epithels gewöhnlich regelmäßiger als sonst, das gilt auch hier. Die Drüsenzellen färben sich stark mit Kernfarbstoffen, und ihr Protoplasma in der unteren Hälfte der Zelle zeigt eine Netzwerkstruktur, die obere Hälfte, d. h. die Reservoirregion, ist oft leer. Dieses Epithel sondert eine deutliche Cuticula ab, Cilien aber habe ich nicht gefunden. Hinter dem Ende der Schlundtaschen geht der zentrale Teil des Schlundes in ein enges Rohr über. In dieser Region des Schlundes sind die Epithelfalten sehr regelmäßig und folgen der Längsrichtung. Der Querschnitt des Schlundes ist oval, doch lassen Lage und Form dieses Ovals keine Rückschlüsse auf die Torsion ziehen. Die Zellen dieser Region sehen denjenigen des zentralen Teiles der vorhergehenden Region ziemlich ähnlich, in diesem Falle aber ist das Epithel zweifellos bewimpert, die Zellen sind auch etwas

enger und länger (Fig. 34). Diese enge Region geht bald in den breiten Teil des Schlundes über (Fig. 11), der auf der linken Seite des Tieres nach hinten bis in die hintere Eingeweidemasse verläuft und immer breiter wird. Die Falten des Epithels der vorhergehenden Region setzen sich hier fort, werden aber enger und, im Hinterteile, weniger regelmäßig; sie hören kurz vor dem Ende des Schlundes auf. Gegen die rechte Hinterecke der Eingeweidemasse biegt der Darm sehr scharf um und an diese Stelle setze ich die Grenze zwischen Schlund und Magen.

Das Epithel dieses Teiles des Schlundes ist sehr regelmäßig, ziemlich hoch und von fast lauter gleichen Zellen gebildet. Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich mit den gewöhnlichen Plasmafärbstoffen. Die Zellen sind mit rundlichen semibasalen Kernen versehen und besitzen eine ziemlich dicke, regelmäßige, durchlöchernte Cuticula (Fig. 35). Die Zellen erweisen sich durch das Vorhandensein von „Sekretröpfchen“, die im Darmraum in ihrer Nähe liegen, entweder als Sekretzellen oder Resorptionszellen. Da wir es aber mit einem Abschnitt des Vorderdarmes zu tun haben, wird die erste Auffassung der Tatsache wahrscheinlich entsprechen.

An dieser Stelle ist noch zu bemerken, daß der Schlund von *Haliotis* mit dem sogenannten Kropfe der *Docoglossen* im weiteren Sinne homolog ist, obgleich die Taschen der vorderen Schlundregion in beiden Fällen zum Teil anders entwickelt sind, und obgleich die Längsfalten am Anfang des Schlundes bei den *Docoglossen* viel weiter nach hinten sich verfolgen lassen als bei *Haliotis*. Die Entwicklung der Schlundfalten ist bei den *Docoglossen* überhaupt viel komplizierter als bei *Haliotis*.

### C. Der Magen.

Der Magen verläuft in der Hinterregion der Eingeweidemasse parallel mit dem letzten Teile des Schlundes (Fig. 11). Weil das Wachstum des Schalenmuskels die früheren Lagerungsverhältnisse der Organe gestört hat, werde ich hier die eine Seitenwand des Magens „A“, die andere „B“ nennen. Seitenwand A liegt gegen die Schlundwand und stellt die topographische Vorderwand dar, Seitenwand B dagegen die topographische Hinterwand (s. Fig. 17). Analwärts geht der Magen in den Dünndarm über, ein Schnitt durch diese Region ist in Fig. 39 abgebildet. An der Basis der Seitenwand A sehen wir eine zwischen zwei Epithelfaltchen

befindliche Rinne. Diese Hauptrinne des Magens verläuft mundwärts bis zur Grenze des Schlundes und analwärts bis weit in den Dünndarm. Die Zellen der Rinne sind sehr niedrig, diejenigen der Fältchen aber hoch und bewimpert. Auf dem Boden des Magens an der Seite der Rinne befindet sich ein Band hohes Epithel, das viele Drüsenzellen enthält, welche für Kernfarbstoffe sehr empfindlich sind, dazu auch bewimperte Zellen (Fig. 38). Im folgenden versuche ich den Magen nach mikroskopischer und makroskopischer Untersuchung zu beschreiben, und zwar vom anal gerichteten bis zum oralen Ende fortschreitend. Dabei sehen wir (Fig. 39—42 u. Fig. 17)

a) daß das drüsige Band auf dem Magenboden in den ersten Schnitten immer breiter wird,

b) daß die Bewimperung der Darmwand mehr und mehr abnimmt,

c) daß dem Epithel der dorsalen Wand und der Seitenwand B eine starke Cuticula zukommt,

d) daß ein drüsiges Band, dem schon erwähnten ähnlich, aber enger, in der Wand A an der Seite der Hauptrinne vortritt. Es bleibt nicht sehr lang erkennbar.

Im dorsalen Teile der Seitenwand A münden Leitungswege der großen sogenannten Verdauungsdrüse in den Darmraum ein (Fig. 17). Die zwei Oeffnungen ( $O_3$  u.  $O_4$ ) hat WEGMANN schon beschrieben, HALLER aber hat diese Resultate bestritten. Neuerdings hat THIELE (35) die Angaben WEGMANNs bestätigt.

Am Boden des Magens erscheinen an der Seite der Hauptrinne andere Rinnen, die immer schräg zur Hauptrinne verlaufen und das erwähnte drüsige Band gegen die Seite B verschieben. Die Rinnen sind in Wirklichkeit Nebenrinnen der Hauptrinne (Fig. 17). Aehnliche Nebenrinnen entstehen auch an der Seitenwand A und diese kommen hauptsächlich von der Oeffnung  $O_3$ . Sie verlaufen unter und auf der gegen den Schlund gekehrten Seite einer großen Einbuchtung des Epithels (Fig. 17 u. 20—21), von welcher eine Erhöhung des Epithels dorsalwärts ausgeht. Eine Rinne geht von der Oberseite dieser Einstülpung auch nach der Oeffnung  $O_4$ . Das Epithel dieser Rinnen ist bewimpert.

Das Epithel der Seitenwand A behält seine Bewimperung bis in die Höhe der Grenze zwischen Schlund und Magen bei.

Während die Rinnen des Magenbodens aufwärts (gegen den Schlund) einen immer größeren Teil desselben bedecken, nimmt das drüsige Band jetzt an Breite ab und verschwindet schließlich.

Am Boden des Darmes, genau an der Stelle, wo er umbiegt, d. h. wo der Schlund in den eigentlichen Magen übergeht, befindet sich eine große Rinne, welche mit der Hauptrinne des Magens in enger Verbindung steht, welche sich aber einige Millimeter in den Schlund fortsetzt (Fig. 17). An der Basis dieser großen Rinne münden die zwei Leitungswege ( $O_1-O_2$ ) des topographisch rechten Teiles der Verdauungsdrüse in den Darmraum ein. Diese große Rinne (Rinne Y) und die jetzt verflachten Bodenrinnen lassen sich bis in das spiralige Coecum verfolgen (Fig. 40—42). Letzteres stellt eine Ausbuchtung der Darmwand dar, an der Stelle, wo der Magen sich am weitesten nach der rechten Seite des Körpers erstreckt. Auf der Seite B der Bodenrinnen nimmt eine Einstülpung des Epithels allmählich zu, bis sie das spiralige Coecum vom Darmraum zum Teil abtrennt. Dadurch befinden sich nachher die Bodenrinnen und die soeben erwähnte Rinne Y in der Wand des Coecums (Fig. 17 u. 42).

Cilien sind beim Epithel des spiraligen Coecums und bei dem der Darmwand in der Gegend desselben häufig vorhanden. In der Wand des Coecums sind die Zellen der großen Rinne Y niedrig, die neben der Rinne dagegen sehr eng und hoch und mit riesigen Cilien versehen (Fig. 42). Sonst ist das Epithel des Coecums mäßig hoch und zum größten Teil bewimpert; es ist im großen ganzen demjenigen der benachbarten Magenwand ziemlich ähnlich und hat nicht einen ausgesprochen drüsigen Charakter.

An der Stelle, wo der Schlund in den Magen übergeht, ist die Seitenwand A verstärkt und verdickt (Fig. 17 u. 41) und von ihr springt eine klappenartige Bildung in den Darm vor, die den Rücktritt der Nahrung u. s. w. vom Magen in den Schlund verhindern muß.

Das System von Rinnen u. s. w. beweist den funktionellen Zusammenhang des Magens mit der sogenannten Verdauungsdrüse. Der Inhalt des Coecums kann leicht in die Leitungswege des anderen Organes eintreten und vice versa.

Dagegen verhindert die Einstülpung des Epithels, welche das Coecum vom Darne zum Teil abtrennt, offenbar den Eintritt grober Stücke ins Coecum, jedenfalls findet man nur selten unverdaute Nahrungsstücke entweder im Coecum oder in den Leitungswegen der Verdauungsdrüse.

Die Verhältnisse der Rinnen des Magens scheinen für eine sekretorische Funktion der Verdauungsdrüse zu sprechen, obgleich

bei höheren Gastropoden dieses Organ immer mehr als Resorptionsorgan aufgefaßt wird.

Eine solche Auffassung bei den niederen Gastropoden läßt aber den langen Dünndarm ohne Erklärung und scheint auch sonst sehr fraglich.

Ich habe viele Untersuchungen durchgeführt in der Hoffnung, irgend ein Ueberbleibsel einer Kristallstielscheide zu entdecken, weil MOORE (24) eine solche Bildung für verschiedene Gastropoden und für *Nautilus* beschrieben hat. Stets habe ich kleine Ausbuchtungen des Epithels gefunden, besonders eine unter dem vorspringenden Wulste der Seitenwand A, und eine im Drüsenband des Magenbodens, doch sind dies vielleicht nur unbedeutende Faltungen, von der Entwicklung des Wulstes resp. des Drüsenbandes verursacht.

Der Magen von *Haliotis* läßt sich nach vorliegender Beschreibung sehr gut mit dem von *Trochus* vergleichen, der sich auf der „Dünndarmseite“ der U-Kurve befindet. Bei *Pleurotomaria* muß man aber die beiden Seiten der U-Kurve zum Magen, jedenfalls zum Magen im histologischen Sinne, rechnen, weil eine deutliche Grenze, durch plötzliche Verengerung des Rohres, das sich sofort wieder erweitert, auf der proximalen Seite der U-Kurve bezeichnet wird. Auch mit dem Magen von *Scissurella* und *Fissurellidae* stimmt derjenige von *Haliotis*, von Einzelheiten abgesehen, ziemlich genau überein. Der Magen bei den *Docoglossen* hat sich bedeutend verlängert und das spiralige Coecum hat sich rückgebildet, offenbar weil hier der sehr lange Magen und Dünndarm bei der Resorption mitwirken; auch besteht fast keine Gefahr des Verlustes der verdauten Nahrung.

Hier ist noch zu bemerken, daß die Cephalopoden ein spiralgiges Coecum besitzen, in welches die Leitungswege der Verdauungsdrüse direkt einmünden. Bei ihnen findet sich auch eine deutliche Klappe zwischen Coecum und Darmraum. Die Leitungswege sind hier lang und eng und es ist fast undenkbar, daß sie nicht Ausführungsgänge eines Sekretionsorganes darstellen.

Die Gestalt und Lage der Verdauungsdrüse ist wesentlich durch die äußere Form des Tieres bedingt, sie unterscheidet sich z. B. auffällig von dem gleichen Organe der Cephalopoden, die groß und kompakt ist. Offenbar ist diese Besonderheit der Form mit der Torsion in Beziehung zu setzen.

Das wahrscheinlich kompakte paarige Organ des Vorfahren ohne Torsion konnte sich nicht einfach um 180° drehen, ohne seine

Gestalt wesentlich zu ändern. Eine acinöse „Drüse“ ist ein außerordentlich plastisches Organ; sie hat sich, während der Torsion und der gleichzeitigen Verengerung und Verlängerung der Eingeweidemasse, an die Darmwand angeschmiegt. Ob, nach der Torsion, irgend eine Spur des paarigen Zustandes geblieben ist, scheint fraglich. Es wurde oben erwähnt, daß dieses Organ bei *Haliotis* durch vier Oeffnungen in den Darm einmündet, von denen sich zwei ( $O_1$  und  $O_2$ ) auf dem Darmboden an der Grenze zwischen Schlund und Magen und zwei ( $O_3$  und  $O_4$ ) auf der dorsalen Wand des Magens gegen die Seite A befinden.

Die Oeffnungen  $O_1$  und  $O_2$  sind mit jenem Teile des Organes verbunden, welcher die Masse des kegelförmigen Coecums bildet und sich auf der rechten Seite des Tieres bis in das Ueberbleibsel der Spirale der Eingeweidemasse erstreckt;  $O_3$  und  $O_4$  mit jenem Teile, der sich bis ziemlich weit nach vorn auf der linken Seite des Schalenmuskels erstreckt.

Das Organ ist jetzt paarig, aber es hat, offenbar nach der Torsion, durch die Verlagerung und Hypertrophie des großen Schalenmuskels zweifellos seine Gestalt geändert. Es wird sich deshalb fragen, ob der jetzige paarige Zustand dem ursprünglich paarigen entspricht oder sich wieder sekundär ausgebildet hat.

Das Organ besteht aus vielfach verästelten Schläuchen, deren Aeste schließlich in geschlossenen Spitzen enden.

Die Zellen der Spitzen (Fig. 36) sind zylindrisch und nur mäßig hoch, besitzen mehr oder weniger basal gelagerte Kerne und färben sich sehr stark mit Kernfarbstoffen. Die Zellen der Schläuche dagegen sind ziemlich unregelmäßig und sehr hoch (Fig. 36). Der Kern liegt mehr oder weniger gegen die Zellbasis, die auch für Kernfarbstoffe sehr empfindlich ist. Der obere Teil der Zelle ist mit Körnchen oder Tröpfchen ausgefüllt und eine Zone der Zelle gegen die freie Oberfläche färbt sich mit Plasmafarbstoffen. Die lebenden Zellen besitzen ein braungrünes Pigment, werden aber auffällig grün nach Aufenthalt in der GILSONschen Fixierungsflüssigkeit.

Die Hauptschläuche des Organes sind von einem mäßig hohen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen breit sind und große basale Kerne besitzen (Fig. 37). Der oberste Teil dieser Zellen ist mit Körnchen ausgefüllt, die im konservierten Zustande braun sind. Eine dicke Cuticula überzieht das Epithel und zeigt vertikale Striche, die offenbar Leitungswegen für das Sekret des Epithels entsprechen. Unter dem Epithel befindet sich eine dünne Schicht



faserigen Bindegewebes und außerhalb der letzteren kommen an verschiedenen Stellen Gruppen von Plasmazellen vor (s. u. „Bindegewebe“ im Kapitel über das Blutgefäßsystem). MACMUNN hat die Vermutung geäußert, daß die Zellen an den Spitzen der Schläuche junge Stadien der tätigen Zellen sind und daß sie sich rasch vermehren, um zerfallene Zellen des Schlauches zu ersetzen.

#### D. Der Dünndarm

unterscheidet sich vom Magen durch die relative Enge des Rohres. Die Hauptrinne des Magens setzt sich ohne Aenderung bis weit in den Dünndarm fort, und das gilt auch für das drüsige Band des Magenbodens, doch verengert sich letzteres allmählich und verschwindet schließlich.

Analwärts steigt die Hauptrinne an derjenigen Wand aufwärts, die dem Schlund anliegt, und die Zellen der gegenüberliegenden Wand werden etwas höher und weniger regelmäßig als vorher. Die ganze Dünndarmwand ist bewimpert.

Bald verflacht sich die Hauptrinne, während andere Rinnen erscheinen. Erstere verändert sich dann so, daß sie geeignet wird, den Kot in Ballen zu formen. Im Teile des Dünndarmes, der nach hinten verläuft, befindet sich in der rechten Wand eine viel schwächere Rinne, welche die Fortsetzung der Hauptrinne, darstellt und sich weiter bis gegen den After fortsetzt (Fig. 83). Im konservierten Zustande ist das Darmepithel der Aftergegend stark gefaltet.

Unter den Darmfalten hier und in dem anderen Teil des Darmes ist Bindegewebe (Fig. 63) mit gallertähnlicher Grundsubstanz stark entwickelt.

Um dieses mehr oder weniger entwickelte Bindegewebe liegt die Ringmuskulatur des Darmes, welche in den verschiedenen Regionen verschieden stark entwickelt ist. Außerhalb des letzteren befindet sich das Gewebe des Hämocöls.

#### IV. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Die so berühmte Arbeit von LACAZE-DUTHIERS (17) über das Nervensystem von *Halotis* ist in den meisten Punkten von späteren Autoren bestätigt worden, besonders von THIELE (33, 35), der seine Untersuchungen mit Schnittserien durchführte. THIELE hat die

Angaben LACAZE-DUTHIERS hier und da verbessert und HALLER (15, 16), PELSENEER (27) und andere haben die Auffassung dieses Autors in Bezug auf die ventralen Markstränge u. s. w. korrigiert. Das System ist deshalb jetzt ziemlich genau bekannt und ich werde mich mit einer möglichst kurzen Zusammenfassung begnügen (Fig. 49).

In einigen Punkten stimmen meine Resultate mit den früheren nicht vollkommen überein, auch ist es mir gelungen, die Nerven in der Gegend des Visceralganglions weiter zu verfolgen, als sie bis jetzt beschrieben waren.

Die Form des Schlundrings stellt fast ein Viereck dar dessen vordere Seite länger als die hintere ist und dessen lateral gelagerte Seiten je aus zwei einander parallel laufenden Konnektiven bestehen. Die Vorderseite bildet die Cerebralkommissur, deren oberer Teil fast keine Nervenzellen besitzt, dagegen sind letztere im unteren Teile derselben ziemlich häufig. Lateralwärts verschwindet der Unterschied zwischen oberen und unteren Teilen, und in dieser Gegend befinden sich die Nervenzellen hauptsächlich an der dorsalen Oberfläche der Kommissur.

Die cerebrale gangliöse Region, der die Vorderecken des Vierecks entsprechen, hat THIELE besonders ausführlich beschrieben und in wesentlichen Punkten stimmen meine Resultate mit den seinigen überein, doch glaube ich, daß er das Cerebralganglion zu scharf zu begrenzen sucht. Eine gangliöse Region ist stets vorhanden, stellt aber nur eine Anlage des Cerebralganglions höherer Gastropoden dar (Figg. 18, 49, 50, 52, 53).

An den Vorderecken des Vierecks verdickt sich die Kommissur und hier sind Nervenzellen an der äußeren Oberfläche besonders häufig. An der inneren Oberfläche tritt zuerst eine Furche und bald, weiter oben, eine zweite auf, wodurch diese Region eine teilweise Abgrenzung in 3 Abschnitten zeigt, von denen der oberste Abschnitt die Fortsetzung der Kommissur darstellt.

Mit der Kommissur oder mit dem oberen Abschnitte der verdickten Region vereinigen sich (Fig. 50 und 53).

a) jederseits 2 Nerven (Fig. 50), von denen jeder einen basalen Zweig in die vorderen Lippen abgibt.

b) Ein Nerv zur Kopffalte.

c) Ein Nerv, der sich im Stiele des Augenfortsatzes verzweigt und sich dann in ein gangliöses Netzwerk unter dem Sinnesepithel des Auges auflöst (Fig. 50 und 53). Dieser Nerv versorgt die Muskulatur und das Sinnesepithel des Fortsatzes, wie LACAZE-

DUTHIERS schon erwähnt hat. Ich habe die Fasern des Augennerven bis in den oberen Abschnitt des Schlundrings zweifellos verfolgen können.

d) Ein Nerv zur Kopfwand (Fig. 50).

Mit dem mittleren Abschnitte der verdickten Region vereinigen sich:

a) Der Tentakelnerv. Einige Fasern vom Tentakelnerv verbinden sich aber mit dem oberen Abschnitt (Fig. 50 und 52).

b) Zwei Nerven zum Vorderteile des Epipodiums (Fig. 52).

Mit dem unteren Abschnitt vereinigt sich der Stammnerv oder vielmehr Markstrang der hinteren Lippe. Dieser Markstrang gibt kurz nach seinem Ursprung einen Seitenzweig ab, welcher das Konnektiv des Buccalganglions darstellt. Dieses Konnektiv tritt in die Muskulatur des Zungenapparates ein und steigt darin bis zur dorsalen Oberfläche derselben, gibt aber vorher einen dünnen Zweignerv ab, der bis ins Gewebe des Subradularhöckers verläuft.

Den Markstrang oder Nervenstrang der Hinterlippe betrachte ich, mit THIELE, als eine Kommissur (Labialkommissur), weil die Stränge der beiden Seiten sich vereinigen, obgleich die Verbindung dünn ist. Nervenzellen finden sich fast auf der ganzen Länge, treten aber in der Nähe des Ursprungs der Kommissur besonders häufig auf und bilden hier die Anlage eines Labialganglions.

Etwas weiter nach hinten trennen sich die drei erwähnten Abschnitte der gangliösen Region voneinander. Der untere Teil setzt sich ins Buccalkonnektiv und in die Labialkommissur fort. Die Fortsetzung des oberen Teiles ist das Cerebropleuralkonnektiv, die des mittleren Teiles das Cerebropedalkonnektiv; die beiden letzteren verlieren ihre Nervenzellen sehr bald, das Cerebropleuralkonnektiv gibt aber vorher einen Zweignerv zur Kopfwand ab (Fig. 19).

Es wurde oben erwähnt, daß der mittlere Teil, fortgesetzt ins Cerebropedalkonnektiv, das Innervationszentrum für die vordere Region des Epipodiums darstellt, weshalb es nicht möglich ist, die Innervationsverhältnisse als Beweis gegen die Ansicht HUXLEYS und PELSENEERS über die Homologie des Epipodiums anzuwenden. Die Verbindung des Tentakelnervs hauptsächlich mit diesem Teile der gangliösen Region ist vielleicht ein Beweis für die Homologie des Kopftentakels mit den epipodialen Fortsätzen. Die Verbindung des Augennervs mit dem oberen Teile spricht gleicherweise für Auffassung dieses Sinnesorganes als einer eigentlichen Kopfwandbildung. Diese Vermutungen hat schon THIELE geäußert,

es bleibt aber fraglich, ob solche Schlüsse nicht zu weit gehen. Der Zweignerv der Labialkommissur (s. o.) steigt an der Seite des Munddarms bis auf die dorsale Oberfläche der Zungenmuskulatur und gibt dann einen Nerv zu dieser Muskulatur und andere kleine Nerven zur Darmwand ab.

Auf der dorsalen Oberfläche verdickt er sich sogleich und bildet die Anlage des Buccalganglions höherer Gastropoden. Diese paarigen Ganglienanlagen erstrecken sich nach hinten unmittelbar unter der Munddarmwand und über der Muskulatur des Zungenapparats. Ihre hinteren Enden sind durch eine Kommissur verbunden, die aber auch gangliös ist.

Vom Vorderende jeder Ganglienanlage zweigt der große Darmwandnerv ab, welcher auf die dorsale Munddarmwand steigt und Zweige zur dorsalen Klappe des Schlundes, zur Buccaldrüse und zur Darmwand abgibt. Etwas weiter nach hinten zweigen ein Paar laterale Schlundnerven und noch andere kleine Nerven von dem Nervenstrang ab. Von der Kommissurregion, eher als von den Ganglienanlagen, zweigt ein ventraler Schlundnerv ab, der mit dem gleichen Nerv der anderen Seite anastomosiert. Weiter gibt die Kommissur noch 2 Paar Nerven ab, eines zum lateralen Teile der Radulascheide, das andere zum zentralen Teile derselben und zur Gegend der ventralen Schlundklappe.

Die verschiedenen dorsalen und ventralen Schlundnerven verzweigen sich auf der Darmwand und vereinigen sich mit dem Nervengeflecht der letzteren, das sich dadurch hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, mit dem zentralen Nervensystem des Tieres verbindet.

Kehren wir jetzt zum Schlundring zurück!

Die 2 Konnektive (Cerebropleural- und Cerebropedal-) verlaufen zusammen nach hinten und bleiben auf einer langen Strecke vollständig zellenlos. Ungefähr unter dem Hinterende des Zungenapparats werden sie wieder gangliös, vom Cerebropleuralkonnektiv zweigt ein Nerv zur Körperwand ab.

Ein Nerv des Epipodiums und der Körperwand verbindet sich mit dem Cerebropedalkonnektiv in derselben Gegend. Bald nachher vereinigen sich die 2 Konnektive, so daß sich jetzt ein grosses gangliöses Band an jeder Seite findet, das aus einer dorso-lateralen Pleuralzone und einer mehr ventralen Pedalzone besteht, doch, wie THIELE angibt, lassen sich die zwei nicht genau voneinander trennen. Letztere nimmt auf ihrer ventralen Seite den großen Nerv aus der Vorderregion des Fußes auf und weiter

dorsalwärts einen Epipodialnerv. Jetzt vereinigen sich die paarigen Bänder durch eine Kommissur.

Diese gangliöse Kommissur bildet den hinteren Abschnitt des Schlundrings und enthält Fasern, die zwischen den Pedalzonen sowohl wie zwischen den Pleuralzonen verlaufen. Mit Faserfärbung habe ich Nervenfasern vom unteren Teile der Pedalzone der einen Seite bis zum entsprechenden Teile der anderen Seite verfolgt (Fig. 55).

Von der Pleuralzone an jeder Seite entspringen zwei Nervenstränge, ein äußerer, der Pleuralnerv, und ein innerer, das Pleurovisceralkonnektiv (Fig. 49).

Der Pleuralnerv verläuft dorsalwärts in der Körperwand oder, auf der rechten Seite, durch den Vorderteil des großen Schalenmuskels, um den Mantelrand zu erreichen. Innerhalb des Mantels teilt er sich in einen Vorder- und einen Hinterzweig, die sich gegen den Mantelrand weiter verzweigen. Es ist sehr schwer die feinsten Zweignerven auf Schnittpräparaten befriedigend zu verfolgen, doch glaube ich, daß die Endäste der Hinterzweige der Pleuralnerven gegenseitig anastomosieren. Die Verhältnisse der Vorderzweige werden später besprochen.

Die durch die Vereinigung des Nervs des vorderen Fußteils mit dem Cerebropedalkonnektiv entstandene Pedalzone des gangliösen Bandes bildet jederseits den Anfang des ventralen Markstranges. Diese Markstränge verlaufen ziemlich gerade bis zum Hinterende des Fußes, immer vom pedalen Blutsinus umhüllt. Sie besitzen eine charakteristische Form, weil ihrer äußeren Seite entlang eine tiefe Furche verläuft, auf dem Querschnitt teilt die Furche den Strang unvollkommen in einen oberen und einen unteren Teil. Das Innere des Stranges wird von Nervenfasern gebildet, die Oberfläche nehmen Nervenzellen ein.

Mit ihrer ventralen Region (unter der Furche) vereinigen sich die äußeren und inneren Nerven der Fußsohle und die Kommissuren, welche die zwei Markstränge zusammen verbinden. Mit der dorsalen Region vereinigen sich andere Nerven, welche das Epipodium und, wie THIELE gezeigt hat, den Schalenmuskel versorgen. Nervenzellen sind hier und da, doch nicht sehr häufig, in den Kommissuren und Zweignerven vorhanden.

Mit Faserfärbung habe ich Nervenfasern verfolgen können (Fig. 57—59).

a) Von den Epipodialnerven und den Schalenmuskelnerven bis unter die Furche.

b) Von den Fußsohlennerven und den Kommissuren bis über die Furche.

Da die Furche auch nicht (Fig. 53—56) die Trennungslinie bildet zwischen der Fortsetzung von Cerebropleural- und Cerebro-pedalkonnektiv, so darf man zweifellos mit HALLER, PELSENER und THIELE annehmen, daß ihr keine große morphologische Bedeutung zukommt.

Jeder Markstrang ist deshalb eine morphologische und histologische Einheit. Sein Vorderende setzt sich in das Cerebropedalkonnektiv und in den Vorderfußnerv fort, steht aber auch in intimer Verbindung mit der Ursprungsregion des Pleuralnervs und des Pleurovisceralkonnektives.

Der Nerv des vorderen Fußteiles jeder Seite verzweigt sich vielfach innerhalb der seitlichen Vorderlappen der Fußsohle, deren Epithel besonders viele Sinneszellen enthält. Erwähnenswert ist, daß die medianen Zweige dieser Nerven durch eine Kommissur verbunden sind, welche Nervenzellen an ihrer Oberfläche besitzt (Fig. 54). Meines Wissens ist eine derartige Verbindung bis jetzt nur von *Paludina* beschrieben, und dort ist sie nur eine Anastomose zwischen feinen Nervenästen.

Wie THIELE angibt, bilden die reichlich verzweigten Epipodialnerven gegen den Rand des Organes ein Nervengeflecht, das einige Nervenzellen besitzt und die Sinnesfortsätze des Epipodiums versorgt.

Es wurde oben erwähnt, daß die Pleurovisceralkonnektive vom Schlundring in der Nähe des Ursprungs der Pleuralnerven, d. h. sehr nahe dem Anfang der ventralen Markstränge abzweigen. Diese Konnektive sind bei *Halotis* besonders lang, weil die Branchialhöhle so außerordentlich tief ist, doch bleiben sie durchaus gangliös und zeigen keine echten begrenzten Ganglien (Fig. 49).

Das rechte oder Supraösophagealkonnektiv ist stark und verläuft über den Schlund nach links, es liegt teilweise unter und links von der Dünndarmschlinge. Auf der linken Seite erreicht es die Ursprungslinie des Mantels und das Vorderende der Stützmembran des Ctenidium. Hier biegt es scharf nach hinten, gibt einen Zweig ab, und verläuft weiter der Anheftungslinie des Ctenidium entlang. Der Zweigstrang schwillt bald an, um ein Ganglion zu bilden und gibt zu gleicher Zeit einen Nerv zum Mantel ab. Dieser Mantelnerv versorgt den linken Rand des Schlitzes im Dach der Branchialhöhle und seine Endäste anastomosieren mit denjenigen des Vorderzweiges des Pleuralnervs, der hier verläuft.

Vom Ganglion entspringen zwei Nerven, von denen der eine das Osphradium und der andere das Ctenidium durch viele Zweige versorgt. Aeste der beiden anastomosieren unter sich in der Gegend der Spitze des Ctenidiums.

Das linke oder subösophageale Pleurovisceralkonnektiv verläuft nach rechts unter dem Schlunde und unter dem rechten Konnektive. Auf der rechten Seite steigt es gegen den großen Schalenmuskel bis zur Ursprungslinie des rechten Schlitzlappens des Mantelrandes. An dieser Stelle schwillt es so stark an, daß man fast von einem Ganglion (Subösophagealganglion) sprechen kann. Von dieser Verdickung verläuft das Konnektiv selbst nach hinten der erwähnten Ursprungslinie entlang, gibt aber zuerst zwei Zweignerven ab. Der eine Zweig geht in die Stützmembran des Ctenidiums über und bildet sogleich ein Osphradialganglion, dem der anderen Seite ähnlich und mit entsprechenden Nerven versehen. Der andere Zweig geht in den Mantel über und versorgt den rechten Rand des Schlitzes, an dessen Hinterende er mit dem entsprechenden Nerv des linken Schlitzrandes anastomosiert. Vorn anastomosieren Endäste dieses rechten Schlitznervs mit Endästen des Vorderzweiges des linken Pleuralnervs.

Auf dem Wege nach hinten bleiben die Pleurovisceralkonnektive längere Zeit in der Nähe der Basis der ctenidialen Stützmembran. Gegen das Hinterende der Branchialhöhle aber wenden sie sich allmählich einander zu und verbinden sich schließlich miteinander, wodurch eine verdickte, besonders gangliöse Region zu stande kommt, welche die Anlage des Visceralganglions höherer Gastropoden darstellt (Fig. 49—51).

Diese verdickte Region befindet sich etwas rechts von der Medianlinie der Branchialhöhle unter ihrem Hinterende.

Auf dem Wege nach hinten entspringen vom rechten Konnektive (Fig. 51):

a) Ein Nerv zur rechten Niere und zu den weiteren Teilen der Geschlechtsdrüse.

b) Bald nach a), der große Nerv zur Geschlechtsdrüse; dieser Nerv ist auch verzweigt.

c) Kleine Nerven zur benachbarten Körperwand (Wand der Branchialhöhle).

d) Ungefähr am Anfang der gangliösen Verdickung ein Nerv, dessen Zweige gehen:

1. Zur Gegend des rechten renoperikardialen Trichterganges.
2. Zur Wand des rechten Vorhofes.

### 3. Zur rechten Perikardwand und zum benachbarten Gewebe.

Auf dem Wege nach hinten entspringen vom linken Konnektive (Fig. 51):

a) Ein Nerv zur Aortawand und zum benachbarten Gewebe. Dieser Nerv läßt sich bis weit nach hinten verfolgen.

b) Kleine Nerven zur Körperwand.

c) Kurz vor dem Anfang der gangliösen Verdickung ein Nerv, dessen Zweige gehen:

1. Zur Gegend des linken renoperikardialen Trichtererganges, mit sekundären Zweigen, welche die linke Niere, den linken Vorhof und teilweise die linke Perikardwand versorgen. Diese Zweige entsprechen ungefähr denjenigen der anderen Seite (p. 285).

2. Zur linken Hinterwand des Perikards und von dort bis in die Wandung der Herzkammer.

Von der verdickten Region (Ganglienanlage) selbst trennt sich der große unpaare Visceralnerv. Dieser Nerv steigt bis ins Dach der Branchialhöhle und von ihm entspringen seitliche Zweige, die die Gegend der rechten resp. der linken Nierenöffnung versorgen. Weiter teilt sich der Nerv und ein Zweig verläuft nach vorn an jeder Seite des Enddarmes, dessen Wandung wie das Dach der Branchialhöhle von sekundären Zweigen versorgt wird. Diese Einzelheiten sind deswegen von Interesse, weil sie zeigen, daß im Nervensystem von *Haliotis* sich noch wichtige Reste einer ehemaligen symmetrischen Anordnung nachweisen lassen. Störungen der Symmetrie zeigen sich in der einseitigen Entwicklung der Geschlechtsdrüse, der Hypertrophie der rechten Niere und der Verschiebung des Perikards etwas nach links.

THIELE (34) hat das Epipodium von *Haliotis* als Homologon des Notäums von *Chiton* aufgefaßt und dabei das Nervengeflecht des ersteren als Homologon der Seitenstränge des letzteren erklärt. Nach dieser Ansicht würde die Mantelhöhle (inkl. Branchialhöhle) der Gastropoden kein wirklich homologes Organ bei *Chiton* finden, und die Nervenversorgung eines Systemes von Sinnesorganen in einem Fall wäre homolog mit der Nervenversorgung der respiratorischen Organe, der Nierenöffnungen und des Afters im anderen. Diese Annahme würde eine große Scheidewand zwischen den Klassen der Mollusken bedeuten, sie scheint mir indessen überflüssig zu sein.

Die Möglichkeit einer respiratorischen Tätigkeit des Epipodiums bei jungen und vielleicht bei erwachsenen Tieren, ist leicht erklärbar als Konsequenz der freien Lage des Organes



und ist jedenfalls bei der Diskussion der morphologischen Frage kaum maßgebend; die epipodialen Fortsätze sind zweifellos als Sinnesorgane entwickelt worden, und ein basaler Blutsinus ist keineswegs ein konstantes Merkmal dieser Gebilde. Ich sehe darum keinen Grund, die gewöhnliche Auffassung: das Epipodium ist ein Teil des Fußes und der Mantel das Homologon des Notäums von Chiton, aufzugeben.

In dem früheren Abschnitt, in welchem ich die Körperform von *Haliotis* aus der Lebensweise des Tieres zu erklären versuchte, habe ich auf die große Wichtigkeit des Epipodiums für die speziellen Lebensbedingungen der Gattung hingewiesen. Gestützt darauf, glaube ich, daß das Organ zwar phylogenetisch alt ist, daß es aber bei *Haliotis* eine ganz besondere Ausbildung erreicht hat. Die Folge davon ist eine stärkere Entwicklung des Nervengeflechtes, welche Entwicklung wir also nicht als ein von weiteren Vorfahren übernommenes Merkmal zu betrachten hätten, sondern als eine ziemlich spät erworbene Eigentümlichkeit der Gattung und ihrer unmittelbaren Ahnen und Verwandten (z. B. *Trochus*).

Die Funktion des Epipodiums, Eindrücke aus der ganzen Umgebung aufzunehmen, ist besonders wichtig zum Schutze der Branchialhöhle, und hierin sehe ich die Ursache, weshalb der Anfang des Pleurovisceralkonnektives und des Markstranges, der auch das Epipodium versorgt, sich nähern.

Bei den Monotocardiern dagegen erhalten die Kopforgane die meisten Eindrücke, und gerade hier sind die Pleuralganglien (die Ursprünge der Pleurovisceralkonnektive) in der Nähe der Cerebralganglien. In dieser Beziehung würden dann *Haliotis* und *Trochus* auf der einen Seite und die Monotocardier auf der anderen besondere Entwicklungsstufen von dem primitiven Zustande darstellen, der noch bei *Pleurotomaria* fort dauert. Diese Ansicht, welche auch von WOODWARD (40) unterstützt wurde, scheint mir natürlicher als die von THIELE, der die Verhältnisse der Pleuralganglienanlagen bei *Haliotis* als ursprünglich auffaßt, und von hier aus die Verhältnisse bei *Pleurotomaria* resp. den Monotocardiern ableiten will. Die Ansicht, daß in dieser Beziehung *Pleurotomaria* eher als *Haliotis* und *Trochus* die primitiven Verhältnisse aufweist, wird durch die Beobachtung WOODWARDS gestützt, daß *Pleurotomaria* einen geringeren Grad von Konzentration im Nervensystem der Pleuralregion zeigt.

Auch die Docoglossen, nach den Angaben HALLERS (16) über

*Lottia* u. s. w. nähern sich mehr *Pleurotomaria* als *Haliotis*, obgleich die besondere Entwicklung des Mantelrandes bei den *Docoglossen* eine größere Konzentration der pleuralen Abschnitte hervorgerufen hat.

### Die Sinnesorgane.

Sinneszellen sind fast überall im Epithel zerstreut, stellenweise aber finden sie sich so stark gehäuft, daß wir von einem Sinnesorgan sprechen können. Die Sinnesorgane von *Haliotis* sind die Kopftentakel, die Augen, die Otocysten, die epipodialen Fortsätze, die Schlitztentakel des Mantelrandes und die Osphradien mit den subpallialen Sinnesorganen.

Dazu kommen noch in Betracht verschiedene Stellen im äußeren Epithel, die mit Sinneszellen reichlich versehen sind. Zu ihnen gehören die Lippen, die seitlichen Vorderlappen des Fußes, die Oberseite des Hinterendes (Schwanzfortsatzes) des Fußes, die Kopffalte, die Seiten der Kiemen, welche das abführende Gefäß enthalten, der Mantelrand.

Die Kopftentakel, welche schon von FLEMMING und von THIELE beschrieben wurden, sind von einem Epithel überzogen, das in Zotten angeordnet ist (Fig. 43 u. 44).

An den Zotten, hauptsächlich im Zentrum derselben, kommen lange Sinneszellen vor, zwischen denen kleinere, oben verbreiterte Stützzellen zerstreut sind; diese Sinnesknospen werden von Stützzellen eingehüllt, unter denen Drüsenzellen hier und da vorkommen.

Der große Tentakelnerv verläuft durch das Zentrum des Tentakels, mit ihm verbinden sich viele Nervenzweige, die vom Sinnesepithel kommen. Die Muskulatur des Tentakels besteht aus Längs- und Querfasern; die Längsmuskulatur besteht aus vielen ganz getrennten Fasern, unter denen sich die von der Gegend des Nervs ausgehenden Querfasern ausbreiten; letztere sind hauptsächlich Retraktoren der Zotten. Die Muskulatur erhält, wie ich glaube, ihre Nervenversorgung von dem beschriebenen Tentakelnerv.

Auf der dorsalen Seite des Tentakels befindet sich ein dunkles Band (Fig. 1), das nach PATTEN (26) in eine Rinne mit hohen, und von hohem Epithel ausgekleideten Wülsten versenkt ist. Diese Rinne stellt nach PATTEN vielleicht ein Sehorgan dar. Meine Beobachtungen stimmen nicht mit den Angaben PATTENS überein. Das dunkle Band zeigt weder Falten noch Zotten und sticht dadurch von seiner Umgebung ab (Fig. 43). Seine Zellen — alle von

gleicher Art — sind nur mäßig hoch und hauptsächlich im unteren Teile durch ein dunkles Pigment gefärbt.

Die Augen von *Haliotis* wurden zuletzt von PATTEN (26) beschrieben, dessen Beobachtungen aber von den früheren Angaben in manchen Punkten abweichen. Nach HILGER (13) u. a. haben die *Rhipidoglossa* Becheraugen mit kleinen Oeffnungen nach außen, der Raum des Bechers würde von einem Glaskörper ausgefüllt, unter dem durchsichtige Stäbchen der Epithelzellen vorkommen. Nach PATTEN dagegen wären Stäbchen und Glaskörper nur der innere Teil der Cuticula des Epithels, der äußere Teil der Cuticula über der Becheröffnung und dem benachbarten Epithel würde zu einer Linse entwickelt, die außerhalb der kleinen Becheröffnung liegt. Unter der Linse wäre der Glaskörper vorhanden, der nach unten gegen die angeschwollenen Enden der Zellenstäbchen nicht abzugrenzen wäre.

Wie HESSE angibt, ist das Auge von *Haliotis* wegen der Feinheit seiner Elemente außerordentlich schwer zu untersuchen. „Die Zellen“, sagt er, „stehen hier sehr dicht gedrängt und sind sehr schlank, so daß ich nicht alle Einzelheiten genau erkennen konnte“.

Beim Epithel beschreibt HESSE:

a) Sehzellen, welche sehr schlank sind. Der längliche Kern der Sehzelle liegt ein wenig unter der halben Höhe der Zellen. Die Zellen enthalten in ihren distalen Teilen reichlich körniges Pigment. An der Oberfläche gehen die Zellen in Fasern über. Der Fibrillenpinsel ist als Stäbchen zu bezeichnen.

b) Indifferente Zellen mit basal gelegenen großen Kern, denen offenbar die Ausscheidung der cuticulaähnlichen Deckschicht zuzuschreiben ist. Gegen die Oberfläche des Epithels verschmälern sie sich sehr und ihr distales Ende ist deshalb an den Schnitten meist durch die pigmentierten Enden der Sehzellen verdeckt.

Meine Beobachtungen stimmen mit denen von HESSE vollständig überein. Ich möchte nur hinzufügen, daß etwas Pigment auch den stäbchenlosen Zellen zuzukommen scheint, seine Verteilung hat aber jedenfalls wenig morphologische Bedeutung. Weil *Haliotis* ein sehr ungünstiges Objekt für die Untersuchung des Augenepithels darstellt, habe ich mich aber nicht so sehr mit dieser Frage beschäftigt.

Die äußeren Enden der Sehzellen besitzen lange, angeschwollene Stäbchen, bei denen eine gewisse fibrilläre Struktur zu sehen ist. Die abgerundeten äußeren Enden der Stäbchen liegen im offenbar homogenen Glaskörper.

Auf meinen Schnitten war die Oeffnung des Bechers schmäler als PATTEN in seiner Abbildung angibt und ich habe seine, durch die Verdickung der Cuticula gebildete Linse nicht gesehen.

Der Augenfortsatz ist ziemlich lang, besitzt aber keine so regelmäßige Muskulatur wie der Kopftentakel. Das ihn bekleidende Epithel enthält viele Sinneszellen, welche, gleich den Muskelfasern, wie LACAZE DUTHIERS angibt, ihre Nervenversorgung vom Augennerv erhalten. Wo der Augennerv den Augenbecher erreicht, verzweigt er sich und geht in ein gangliöses Nervenengeflecht über, von dem die Sehzellen versorgt werden.

Die Kopffalte oder Stirnhautfalte verläuft quer über dem Kopfe zwischen den beiden Augenfortsätzen, ihr Epithel enthält, wie THIELE angibt, viele Sinnesknospen oder Gruppen von Sinneszellen, besonders vorn, und die Nervenversorgung verbindet sich mit dem oberen Abschnitt der cerebralen gangliösen Region.

Die Otocysten von *Haliotis* wurden früher von LACAZE-DUTHIERS untersucht und seither hat THIELE (33) ihre Nerven bis in den Schlundring verfolgt.

Die Otocysten (s. Fig. 46 u. 47) sind von faserigem Bindegewebe eingehüllt, das ein Band zwischen den beiden Kapseln bildet und mehr lateral in das Gewebe übergeht, welches den hinteren Teil des Schlundringes bedeckt. Das bindegewebige Band ist weder so deutlich noch so lang wie z. B. bei *Patella*.

Die Kapsel ist fast sphärisch, doch etwas abgeflacht, nur an einem Punkt auf der Seite, wo der Nerv die Otocystenwand erreicht, buchtet sich die Epithelwand ein bischen aus, und die Ausbuchtung stellt wahrscheinlich einen Rest der phylogenetisch älteren Verbindung des Kapselraumes mit der äußeren Oberfläche des Körpers, d. h. des Kanales der Otocyste dar, der noch bei *Yoldia* etc. vorhanden ist. Die Wand der Otocyste wird von einer Schicht Epithel gebildet, deren Zellen durchschnittlich mäßig hoch, cylindrisch und mit wenigen Cilien versehen sind. Ihr Kern ist oval, ziemlich groß und fast basal gelagert. An der Basis der Zelle sieht man manchmal die Verbindung mit dem Nerv.

Die Otoconien sind sehr zahlreich und von sehr verschiedener Größe, die größeren Steine sind besser abgerundet als die ganz kleinen. Innerhalb jedes Steines befindet sich bald im Zentrum, bald mehr auf der Seite ein dunkler Punkt, der offenbar das Wachstumszentrum darstellt.

Die Verteilung des Nerven ist von einem gewissen Interesse; der Nerv erreicht die Epithelwand an der Stelle, wo sie sich ein

bißchen ausbuchtet, wie oben gesagt wurde, und ein Teil desselben breitet sich gleich auf der Unterseite des Otocystenepithels aus, ein zweiter Teil verläuft in der Vorderwand der Otocyste bis zum gegenüberliegenden Pol und verteilt sich von dort aus an die Zellen. Es war unmöglich die Verteilung ganz genau zu verfolgen, jedoch ist die Vermutung erlaubt, daß die Innervierung ziemlich symmetrisch von den zwei Polen der Kapsel ausgeht, eine Einrichtung, welche für ein statisches Organ sehr gut angepaßt wäre. Ganglienzellen habe ich nicht finden können.

Der Nerv verbindet sich, wie THIELE angibt, mit dem Schlundring in dem Winkel zwischen der eigentlichen Pleuralzone oder Anlage des Pleuralganglions und der pleuropedalen Querkommissur. Die Fasern lassen sich nicht bis in die Konnektive zum Cerebralganglion verfolgen.

Andere Sinnesorgane. Die Schlitztentakel des Mantels und die Tentakel des Epipodiums gleichen den Kopftentakeln in der Struktur (Fig. 48). Die anderen Fortsätze des Epipodiums sind weniger differenziert. So wurde oben erwähnt, daß auf der Fußseite und der Kopfwand sich kleine Hautwarzen befinden, welche viele Drüsenzellen besitzen; diese Warzen kommen auch auf der Unterseite des Epipodiums vor. Gegen den Rand dieses Organes werden die Drüsenzellen aber seltener, auch verbreitet sich das Pigment ziemlich gleichmäßig auf allen Zellen und verschwindet dann mehr oder weniger. Sinneszellen kommen an diesen Warzen auch vor, besonders gegen den Rand zu; sie sind natürlich auch bei den Warzen der Seitenteile des Fußes vorhanden. Ein solches Verhalten läßt sich in der Kopfreion weniger deutlich feststellen. An der Basis der untersten Epipodialtentakel sind, wie THIELE beschreibt, Sinnesknospen vorhanden, deren Zellen bedeutend höher als die benachbarten sind, sie zerfallen wie gewöhnlich in Sinneszellen und Stützzellen.

Das Osphradium von *Haliotis* hat BERNARD so ausführlich beschrieben, daß ich auf seine Arbeit verweise und nur hinzufüge, daß meine Beobachtungen seine Angaben bestätigen.

Die subpalliale Sinnesorgane, welche THIELE entdeckt hat, lassen sich am besten als Fortsetzungen der Osphradien beschreiben. Das linke zeigt sich als ein ziemlich deutliches Band von Sinnesepithel, welches von der Basis des Osphradiums um den kleinen linken Schalenmuskel herumzieht. Das rechte ist nicht so deutlich entwickelt.

Es ist schwer die Innervierung dieser Bänder von Sinnes-

epithel genau festzustellen, doch glaube ich, daß die nahe der Basis des Osphradiums liegenden Sinneszellen vom Kiemenganglion aus innerviert werden. In der Nähe der übrigen Sinneszellen verläuft der Pleuralnerv und es ist wahrscheinlich, daß er Zweige an diese Zellen abgibt. Das Epithel ist gewöhnlich etwas gefaltet und, wie THIELE angibt, bedeutend niedriger als dasjenige des Osphradiums selbst, es geht allmählich ins gewöhnliche Körperepithel über.

Die verschiedenen Stellen im Körperepithel, welche mit Sinneszellen reichlich versehen sind, erheischen keine lange Diskussion, nur möchte ich noch einige Worte über das spezialisierte Epithel der dorsalen Seite des Schwanzfortsatzes (Fig. 48) einfügen.

Dieser Teil wurde von WEGMANN mit Unrecht als eine hintere Fußdrüse beschrieben, und andere Autoren haben sich mit einer Verneinung der Angaben WEGMANNs begnügt.

Das Epithel dieser Region ist viel höher als das der übrigen Teile der dorsalen Oberfläche des Fußes, es ist eher demjenigen der Fußsohle ähnlich. Es besteht aus Sinneszellen und Stützzellen und ist mit Nervenfasern reichlich versorgt, welche vom Hinterende der Markstränge ausgehen. Es ist in Querfalten gelegt, welche auf den Seiten etwas größer sind als in der Mitte, sie besitzen Sekundärfalten.

Vermutungen über die Funktion dieser Region wurden bei der Diskussion der Lebensweise geäußert. Sie tritt vielleicht in Funktion beim Kriechen, wenn der Schwanzfortsatz mehr oder weniger ausgestreckt ist und auch in verschiedener Weise, beim Umwenden des auf dem Rücken liegenden Tieres.

Die Fußsohle am Hinterende, d. h. die ventrale Fläche des Schwanzfortsatzes, ist sehr reichlich mit Sinneszellen und Nerven versehen.

## V. Zirkulations- und Respirationsorgane.

Das Gefäßsystem ist namentlich von MILNE-EDWARDS (23) und H. WEGMANN (38) untersucht worden. Auch REMY PERRIER macht darüber Bemerkungen in seiner großen Arbeit (28) „Le rein des Gastéropodes Prosobranches“. Die folgende Beschreibung bestätigt in den meisten Punkten die Resultate dieser Forscher; die theoretischen Schlüsse WEGMANNs aber verwerfe ich mit PERRIER vollständig. Meine Beschreibung der Blutbahnen in der Gegend der

linken Niere und des basibranchialen Sinus geht weiter als die der anderen Forscher. Die Angaben über die Wandungen der Blutbahnen enthalten auch verschiedene Einzelheiten, welche vorher nicht bekannt waren.

Meine Untersuchungen über das Blutgefäßsystem wurden mittels Schnittserien und Präparaten sowohl von injizierten als auch von nicht injizierten Tieren durchgeführt.

### Blutkreislauf.

Das zentrale Organ des Systems ist das Herz, das eine Herzkammer und zwei Vorhöfe besitzt (Fig. 4). Es liegt hinter der Branchialhöhle und ist vom Perikard ganz umschlossen. Die Herzkammer ist vom Enddarm durchbohrt, der nach vorn und rechts durch das Perikard zieht.

Der Hohlraum der Kammer wird umschlossen von der Muskulatur ihrer eigenen Wandung und von der Muskulatur der Darmwandung, d. h. er ist nur eine Schizocöllücke, daher läßt sich seine Begrenzung nicht genau angeben. Aus dem gleichen Grunde ist es auch unmöglich die vom Herzen ausgehenden Blutkanäle genau zu beschreiben; vom Vorderende geht etwas Blut ins Dach der Branchialhöhle über, es handelt sich aber kaum um eine spezielle „Arterie“, wie WEGMANN beschreibt (Fig. 61).

Vom Hinterende der Kammer aus strömt das Blut in einen großen Raum, der etwas links unter dem Perikard liegt (Fig. 60). Dieser Raum, den man *Bulbus arteriosus* nennt, ist nicht scharf begrenzt, von ihm aber geht nach vorn die deutlich begrenzte Aorta ab.

Ebenfalls vom *Bulbus* zieht nach hinten und rechts die „Aorta visceralis“, welche die im Eingeweidesack liegenden Organe versorgt, vornehmlich die Verdauungsdrüse, die Geschlechtsdrüse und den Magen.

Die große Aorta gibt, kurz nach ihrem Ursprung vom *Bulbus*, einen Zweig ab, welcher gleichfalls die im Eingeweidesack liegenden Organe versorgt, nachdem er sich wieder verzweigt hat. Eine von diesen unvollkommen begrenzten Blutbahnen geht nach der dorsalen Seite, während die zwei anderen mehr an der ventralen Seite des Eingeweidesackes bleiben.

Die Bluträume im Eingeweidesack werden von den eben erwähnten Gefäßen fast vollständig versorgt, die Räume aber unter dem Epithel der rechten Niere sind von den anderen zum Teil

getrennt und diese erhalten ihre Blutversorgung hauptsächlich auf anderen Wegen.

Das Blut gelangt vom Bulbus durch einen Kanal auch in den Mantel und zwar an der Stelle, wo sich ein Muskel zwischen den Mantel und die hintere ventrale Seite des Perikards erstreckt. Ferner sind die Bluträume des Mantels überall in Verbindung mit den anderen Blutlakunen des Körpers.

Die große Aorta selbst läuft nach vorn und umschließt die Radulascheide vollständig, weshalb das Blut ziemlich direkt einen Sinus erreicht, welcher den Zungenapparat umschließt. Von diesem Sinus und von der die Radulascheide umschließenden Aorta werden die nahe liegenden Eingeweide zum Teil mit Blut versorgt; ferner steht er in Verbindung mit einem Blutraum, welcher den Pleuropedalteil des Schlundrings enthält. Von letzterem Raume fließt das Blut weiter in verschiedene Kanäle. Die zwei größten davon begleiten die großen Markstränge, andere versorgen die Vorderlappen des Fußes. Die Zweige dieser lakunären Räume versorgen die ganze muskulöse Masse (Fuß + Schalenmuskel + Epipodium).

Die Blutkanäle des Eingeweidesackes vereinigen sich im linken Teile seiner dorsalen Seite direkt unter der Oberfläche und bringen das Blut von den unregelmäßigen Räumen des Sackes in die Lücken unter dem Epithel der rechten Niere.

Das Blut in den unzähligen kleinen Lücken des Fußes sammelt sich hauptsächlich in einem median gelegenen Raume, der mit den allgemeinen Hohlräumen des Kopfes, außer dem schon erwähnten speziellen Sinus, in Verbindung steht; von diesen fließt es weiter in einen großen und ziemlich eigenwandigen Sinus unter dem Epithel der rechten Niere (Fig. 66—69 und 73 *V.N.*)

Aus allen Bluträumen der rechten Niere, speziell aber aus dem großen Sinus, geht das Blut durch einen Zweigkanal in einen sehr wichtigen Quersinus über, den sog. Basibranchialsinus. Er verläuft quer am Hinterende der Branchialhöhle, und aus ihm entspringen die zuführenden Blutbahnen der beiden Kiemen. Auf der rechten Seite des Basibranchialsinus zweigt ein anderes kleines Gefäß ab, das nach hinten läuft und später besprochen wird. Der Basibranchialsinus steht auch in Verbindung mit den Lücken unter dem Epithel der linken Niere, darüber lassen meine Schnittpreparate keinen Zweifel, obgleich *PERRIER* das nicht festgestellt hatte.

Nachdem das Blut die Kiemen durchlaufen hat, geht es in die abführenden Gefäße derselben und fließt nach hinten, wobei es



sich mit dem Blute mischt, das von anderen Gefäßen aus dem Mantel hergeleitet wird.

Am Hinterende der Branchialhöhle treten diese Gefäße in das Perikard hinein, oder besser gesagt lassen sich vom Perikard umschließen. Die angeschwollenen im Perikard liegenden Gefäßteile sind die zwei Vorhöfe rechts und links von der Herzkammer, die jedoch nicht ganz symmetrisch angelegt sind (Fig. 4), der linke ist etwas nach vorn, der rechte etwas nach hinten verschoben.

Die Vorhöfe haben auch nicht die gleiche Gestalt, der linke ist größer und dicker als der langgestreckte rechte. Der Blutstrom durch den linken Vorhof muß direkter und stärker sein als derjenige durch den rechten.

Der Zweig des basibranchialen Sinus, der oben erwähnt wurde und der nach hinten läuft, zeigt interessante Verhältnisse, die noch nicht beschrieben worden sind. Er (Fig. 64—72) teilt sich nämlich und ein Kanal geht nach rechts (*B.Br.r.*), um sich mit dem abführenden Kiemengefäße dieser Seite an der Basis der Kieme, somit ganz in der Nähe der Perikardwand, zu vereinigen. Ein anderer Zweig geht nach links (*B.Br.l.*) auch in der Nähe der unteren Vorderwand des Perikards und tritt in Verbindung mit den Lücken unter dem Epithel der linken Niere und weiter mit dem abführenden Kiemengefäße der linken Seite. Noch ein dritter Zweig geht dorsalwärts (*B.Br.d.*) in der Nähe der oberen Vorderwand des Perikards und tritt in Verbindung mit den Lücken unter dem Epithel der linken Niere auf der dorsalen Seite der letzteren.

Es wurde schon oben erwähnt, daß die Verbindung zwischen dem Munddarmsinus (welcher um den Zungenapparat herumliegt) und dem Sinus, welcher die pleuropedale Nervenmasse enthält, ziemlich bestimmt ist und jedenfalls den direkten Durchgang des Blutstromes erlaubt. Diese Verbindung ist aber nicht ein vollständig begrenzter Kanal mit eigener Wand, also kann man nach meiner Ansicht kaum von darin liegenden Klappen sprechen. Aber es findet sich in dieser Gegend viel verschiebbares Gewebe, und wenn der Fuß infolge Blutzufuhr anschwillt, so wird dieses Gewebe mehr oder weniger fest gegen den Zungenapparat gedrückt und die Verbindung zwischen den beiden Sinus dadurch abgeschlossen. Die Fähigkeit des Anschwellens des Fußes ist mit Bezug auf die Lokomotion von großer Wichtigkeit, also muß auch die Möglichkeit eines Abschlusses der Fußhohlräume für das Tier von Wert sein. Für die nähere Beschreibung der Blutbahnen der

Nieren verweise ich auf die Beschreibung dieser Organe im nächstfolgenden Kapitel.

### Wandungen der Blutkanäle.

In Querschnitten durch das Perikard kann man folgendes beobachten (s. Fig. 60.)

- a) Im Zentrum den Hohlraum des Enddarmes,
- b) das Darmepithelrohr,
- c) die das Darmepithel umschließende Muskelschicht, welche hier und da fast verschwindet, jedoch mit der Muskelschicht der übrigen Teile des Darmes vollkommen homolog ist,
- d) den Hohlraum der Herzkammer,
- e) die von (f) überzogene Muskulatur der Herzkammer,
- f) das Perikardepithel der Herzwand,
- g) den Hohlraum des Perikards,
- h) das Perikardepithel der Außenwand (d. h. das somatische Epithel des Cöloms),
- i) die das somatische Cöllothel umgebende Muskulatur.

An gewissen Stellen geht (e), immer von (f) ausgekleidet, in die dünne Muskulatur der Vorhöfe über (Fig. 60), und diese setzt sich an der Basis des Vorhofes in die somatische Muskulatur (i) fort. An der Basis des Vorhofes treffen sich selbstverständlich das Perikardepithel (f) des Herzens und dasjenige (k) der äußeren Perikardwand. Die Muskulatur des Vorhofes ist schwach entwickelt, bildet aber Muskelbrücken, welche durch den Hohlraum des Vorhofes von einer Wand bis zur anderen quer hinüber verlaufen (Fig. 60 und 61). Die Wand der Herzkammer dagegen ist stark und dick, ihre äußeren Fasern sind dicht zusammengelagert und bilden fast einen Ringmuskel, die inneren Fasern verlaufen in allen Richtungen und bilden viele Brücken von der Außenwand bis zur inneren Wand (Muskulatur des Darmes (c) oben). Die Muskelfasern sind von einem kernhaltigen Bindegewebe umhüllt.

Aus diesen Angaben über die Muskulatur des Herzens und des Perikards kann man schließen, daß die Muskulatur (e) der Herzkammer nur ein sehr spezialisierter Teil der Muskulatur der Perikardwand (i) ist, entweder durch Delamination vom Perikardepithel oder durch Aggregation der Muskelfasern des benachbarten Gewebes entstanden. Noch ein Beweis für diese Ansicht ist, daß auch am Vorder- und am Hinterende des Perikards die Muskulatur (e) in (i) übergeht (Fig. 60 und 61). Ferner ist die Herzkammer am Vorderende keineswegs geschlossen und am Hinterende geht

sie in den Bulbus arteriosus über, der gewiß nur eine teilweise begrenzte Schizocöllücke darstellt.

Die Wand der Aorta wird von Muskelfasern gebildet (Fig. 73), die mehr oder weniger zirkulär angeordnet sind, auch die Wände der größeren Bluträume im Fuße und unter dem Epithel der rechten Niere sind ziemlich bestimmt; trotzdem ist es aber immer klar (Fig. 62 u. s. w.), daß die Wand jeder Blutbahn nur eine lokale Anordnung der Muskulatur und des Bindegewebes des Schizocöls darstellt. Von einem wirklichen Endothel ist gar keine Rede.

Das Schizocöl ist nur an einigen Stellen von Gewebe ganz ausgefüllt, also gibt es überall Bluträume. Das Gewebe des Schizocöls nennt man Bindegewebe; es ist von LEYDIG, BERNARD u. a. beschrieben worden und meine Beobachtungen bestätigen die früheren Angaben.

Die typische Bindegewebszelle ist mäßig groß und hat verzweigte Fortsätze. Der Kern färbt sich stark mit Hämatoxylin und ist gewöhnlich von einer Protoplasmaansammlung umhüllt. Von dieser ursprünglichen Gestalt lassen sich Entwicklungsstufen bis zu Faserzellen verfolgen.

Eine andere Art von Bindegewebszellen sind die „Plasmazellen“ (LEYDIG, 22), welche klein, rund oder oval und sehr empfindlich gegen Farbstoffe sind. Sie kommen im Gewebe der Stützmembran des Ctenidiums und unter dem Epithel der rechten Niere häufig vor und liegen oft in einer offenbar strukturlosen Grundsubstanz; sie sind aber besonders zahlreich und groß an gewissen Stellen zwischen den Schläuchen der großen Verdauungsdrüse.

In der Stützmembran des Ctenidiums ist das Gewebe ziemlich kompakt und viele Zellen sind fast in Fasern umgewandelt. Die typischen multipolaren Zellen finden sich besonders häufig unter den Falten des Dünndarmepithels und im gallertähnlichen Bindegewebe des Zungenapparates. Hier liegen sie in strukturloser Grundsubstanz, in der sich hier und da Blutlücken angelegt haben. Die Bindegewebszellen ordnen sich mehr oder weniger (Fig. 63) regelmäßig um diese kleinen Blutlücken herum, und man kann fast von einer Wand der Lücke sprechen, doch handelt es sich nur um mehr oder weniger regelmäßige Anordnung benachbarter Bindegewebszellen. Man kann daher ganz im allgemeinen sagen, daß die Gefäße von *Haliotis*, welche eigene Wandungen zeigen, diese letzteren aus dem in der Nähe liegenden Gewebe (Muskulatur oder Bindegewebe) gebildet haben.

Dies stimmt mit den Angaben BERGHS (3) über Pulmonaten nicht vollkommen überein. Dieser Forscher fand zwar bei den großen Kanälen auch nur eine Wandung aus Muskelfasern ohne eine Spur von Epithel. Dagegen sah er bei den ganz kleinen Kanälen Wände, die aus sehr verlängerten Zellen (Pseudoepithel) bestehen. Sie sind teilweise von Bindegewebszellen umgeben, es zeigt sich aber ein Unterschied zwischen Bindegewebe und Pseudoepithel. Die Zellen des letzteren sind nach BERGHS Ansicht im großen ganzen homolog den Muskelfasern der größeren Gefäße. Von einem solchen Pseudoepithel habe ich nichts konstatieren können.

Es sei noch bemerkt, daß zwei Blutströme durch den Kopf verlaufen, der eine vom spezialisierten Kopfsinus (um den Zungenapparat) nach den Fußräumen, der andere vom Fuße nach dem großen Kanale unter dem Epithel der rechten Niere. Die zwei Ströme sind nicht vollständig getrennt und es folgt daraus, daß man in ihrer Feststellung leicht zu weit gehen könnte.

Im ganzen Blutkreislauf ist nur ein Teil der Aorta genau begrenzt, also gibt es gar nichts, das mit dem Blutgefäßsystem z. B. der Säugetiere wirklich vergleichbar ist.

#### Nachtrag.

Für die Bewegung des Blutes kommt natürlich in erster Linie die Pulsation des Herzens in Betracht, aber jedenfalls wird die regelmäßige Bewegung des Zungenapparats, der in einem Blutsinus liegt, auf das Strömen des Blutes einen großen Einfluß ausüben.

In Bezug auf die Lokomotion ist es sehr wichtig, ob sich im einen oder anderen Körperteil mehr Blut befindet, denn durch Anschwellen und Zusammenziehen verschiedener Teile des Fußes kriecht das Tier auf den Gesteinen. Wenn irgend ein Fußteil anschwillt, so werden seine Lücken mit Blut gefüllt. Es ist deshalb unmöglich, eine konstante bestimmte Richtung für den Blutstrom anzunehmen, sie variiert je nach dem Bedürfnis der verschiedenen Körperteile, nur im Herzen und mehr oder weniger in den Ctenidien und im Kopfe ist sie wahrscheinlich ziemlich regelmäßig.

#### Beiträge zur Stammesgeschichte des Blutgefäßsystems.

Die Trennung der Begriffe „Leibeshöhle“ oder „Cölom“ und „Hämocöl“ bei den Mollusken und deren Erklärung verdankt die Wissenschaft RAY LANKESTER (21), der gezeigt hat, daß der

Perikardraum nicht mit dem Blutgefäßsystem, sondern mit den Nieren und Gonaden in Verbindung steht.

Seine weitere Schlußfolgerung, daß eine Hypertrophie des Hämocöls das Cölom auf das Perikard beschränkt habe, entspricht bei den Arthropoden der Wirklichkeit vielleicht in höherem Grade als bei den Mollusken; es ist wohl möglich, daß die Vorfahren der Mollusken ein ebenso beschränktes Cölom besaßen, als wir bei ihrer Nachkommenschaft finden. Die Ansicht LANKESTERS, daß die Blutbahnen der Mollusken im Bindegewebe des Körpers entstanden sind, wird bestätigt.

In seiner großen Abhandlung „Beiträge zu einer Trophocöltheorie“ benutzt LANG (18) die früheren Angaben über Hämocöl und Cölom und seine eigenen Forschungen, um verschiedene Thesen über die Entstehung des Blutgefäßsystems aufzustellen. Es sind Thesen 60—75, welche die Mollusken betreffen, meine Beobachtungen über *Haliotis* bestätigen sie in allen wesentlichen Punkten.

Im Folgenden sind freie Zusammenfassungen verschiedener Teile jener Thesen, welche *Haliotis* und die nächstverwandten Tiere in engerer Weise betreffen, gegeben.

a) Die ursprüngliche Form des Zentralteiles des Hämocöls der Mollusken ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Cölomsäckchen gebildet wird (aus der These 60).

b) Wenn innerhalb des Blutsinus das Darmepithelrohr noch von einer besonderen, ihm anliegenden, mesodermalen Schicht ausgekleidet ist, so ist diese letztere sekundär von benachbarten Geweben aus hinzugekommen (aus der These 62).

c) Die beiden Cölomsäcke (die zusammen das Perikard bilden) entwickeln sich mit den Gonadensäcken aus einer und derselben paarigen Anlage. In Bezug auf die Muskulatur in der Gegend dieser Organe vermutet LANG, daß es sich vielleicht um die primäre Körpermuskulatur der acölomen Vorfahren handelt (aus der These 63).

d) Da die Wand des Darmblutsinus (d. h. des Herzens) von der Splanchnopleura der beiden perikardialen Cölomblasen gebildet wird, speziell die dem Sinus zugekehrte Muscularis von der dem splanchnischen Cölothel außen anliegenden Muskelschicht der Perikardblasen, so muß, wenigstens ursprünglich, die Muskelwand des Darmblutsinus an der Austrittsstelle des Darmes aus diesem letzteren

vorn und hinten, d. h. mit dem vorderen und hinteren Ende der sie erzeugenden Perikardwand aufhören, was auch bei vielen Formen tatsächlich der Fall zu sein scheint (These 64).

e) Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Cölomsäcke zusammenstoßen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesocardien werden frühzeitig resorbiert, nur bei den Chitonon erhält sich das dorsale, vielleicht auch Spuren des ventralen (aus der These 66).

f) Es ist die Vermutung erlaubt, daß der Vorhof jederseits ein Rest eines vertikalen oder horizontalen hohlen Dissepimentes ist, also einer Gefäßschlinge von Artikulaten entspricht. In diesem Falle müßte die Perikard-Cölomblase ursprünglich in zwei Paaren vorhanden gewesen sein, wofür gewisse ontogenetische Befunde zu sprechen scheinen (aus der These 72).

g) Das Herz (inkl. Vorhöfe) ist ursprünglich der einzige eigenwandig-muskulöse Bestandteil des Blutgefäßsystems der Mollusken. Alle übrigen Teile sind ursprünglich lakunäre Kanäle des zwischen den Organen in der Muskulatur und im Bindegewebe des Körpers auftretenden Schizocöls. Um sie herum kann das umgebende Bindegewebe eine Art eigene Wand bilden (aus der These 74).

h) Wenn in Gefäßen eine eigene Muskulatur oder ein Epithel vorkommt, kann man sich folgendes denken. Die die Herzwand bildende mediane Wand der embryonalen Perikardblasen wird zweischichtig. Die für die Herzwand innen liegende Schicht wuchert vielleicht aus dem Herzen in die arteriellen Schizocölkanäle hinaus, dieselben dann innen auskleidend. In den kleinsten Arterien (wenn es ein Epithel gibt) wurden die Muskelfasern immer mehr verkürzt, also in ein Pseudoepithel umgewandelt (aus der These 75).

An diese Thesen möchte ich folgende Bemerkungen anknüpfen:

These 60. *Haliotis* ist dafür ein treffender Beleg; diese Form hat die ursprüngliche Gestalt der Herzkammer erhalten.

These 62. Bei *Haliotis* und wahrscheinlich auch bei anderen Rhipidoglossen sind diese Verhältnisse möglichst einfach. Das Darmepithel ist vom Ringmuskel mehr oder weniger umhüllt und diese Muskulatur tritt auch an dem Teile des Enddarmes auf, der vom Perikard umgeben ist. Die Muskulatur der Herzwand wird vom äußeren Teile dieses Ringmuskels und von der Muskulatur der an das Herz angrenzenden Perikardwand gebildet, wie oben erwähnt wurde.

These 63. Derselbe Ursprung gilt sicher auch für die nicht regelmäßig angeordnete Muskulatur im Körper von *Haliotis*.

These 64. Es ist oben erwähnt worden, daß die Muskulatur der Herzkammer nur ein stellenweise verdickter Teil der das Perikardepithel begleitenden Muskulatur ist. WETTSTEIN (39) ist zu demselben Resultat gelangt durch seine Untersuchungen über *Cryptoplax*, darum wäre es vielleicht besser, die These 64 ganz zu streichen.

These 66. Beide Mesocardien sind bei *Haliotis* fast vollkommen verschwunden. In einer früheren Arbeit über die Docoglossen aber habe ich gezeigt, daß bei diesen Tieren das dorsale Mesocardium noch vorhanden ist.

Ueber These 72 werden im nächsten Abschnitte einige Bemerkungen folgen. Mit These 74 stimmen alle meine Resultate vollkommen überein. Man kann ohne Zweifel sagen, daß, wenn irgendwo ein Blutsinus mehr oder weniger eigenwandig ist, die Wand vom umgebenden Gewebe gebildet wird. Diese These gilt auch für das Herz selbst.

Da These 74 bei *Haliotis* so vollkommene Bestätigung findet, ist die These 75 für die Erklärung der Gefäßverhältnisse dieses Tieres nicht mehr nötig, ebenso ist sie überflüssig für die Erklärung der Gefäßverhältnisse verschiedener anderer primitiver Prosobranchier, welche auch vollständig entsprechend These 74 sich verhalten. BERGH aber hat bei Pulmonaten andere Verhältnisse gefunden, welche sich durch diese These erklären lassen.

Wir müssen ferner mit Hilfe dieser Thesen die Entstehungsgeschichte des Blutgefäßsystems zu entwerfen versuchen.

These 60 erlaubt uns die Vermutung, daß ein Darmblutsinus den zuerst differenzierten Teil des Systems darstellte, alle anderen Räume waren zu dieser Zeit nur unregelmäßige Lücken im Schizocöl. Bei dem Urmollusk bedurfte gewiß der Kopf und vielleicht auch schon die ventrale Seite der größten Blutmenge. Darum mußte das reinste Blut im Darmblutsinus nach vorn strömen, um den Kopf zu erreichen. Wegen diesem Vorwärtsströmen des Blutes war es ein Vorteil, das pulsierende Organ am Hinterende zu entwickeln, in dieser Gegend wurde das Perikard in den Gonadensäckchen ausgehöhlt, um einen freien Raum um die pulsierende Herzkammer herum auszubilden.

Das Vorwärtsströmen des Blutes im Darmblutsinus mußte immer einen Mangel an Blut am Hinterende verursachen, also mußte die Strömung von der hinteren Region der Körperhaut zum Sinus in der Wand des Enddarmes besonders stark und regelmäßig werden. Hieraus erklärt sich, wie ich glaube, die Spezialisierung

der hinteren Körperregion bei typischen Formen zum Zwecke der Respiration. Obgleich wir die ursprüngliche Lage und Form der Respirationsorgane bei den Mollusken nicht genau kennen, können wir doch mit Sicherheit sagen, daß am Hinterende des Körpers sehr früh ein Paar Ctenidien entwickelt worden sind.

Die Blutlakunen zwischen den Respirationsorganen und dem Darmblutsinus müssen sich sehr früh geordnet haben, um die Strömung mehr direkt zu gestalten. Es mußte auf beiden Seiten ein Kanal entstehen, welcher von der Haut bis zum Hinterende des Sinus lief. Bei der weiteren Entwicklung wurden wahrscheinlich diese Kanäle für die Pulsation zur Mithilfe herangezogen. Um die dafür nötige freie Lage zu erhalten, hat sich das Perikard um die Wände dieser Kanäle herum ausgedehnt, auf diese Weise sind wahrscheinlich die ersten Anlagen der Vorhöfe entstanden. Diese Entstehungsgeschichte der Vorhöfe stimmt vollständig mit allen Grundsätzen der „Trophocöltheorie“ überein und bietet vielleicht eine einfachere Alternative als die These 72. Die Fortdauer des Darmblutsinus auf der ganzen Strecke vom Mund bis zum After wäre denkbar, wenn der Darm immer ganz gerade von vorn nach hinten verlaufen würde. Bei den Chitoniden aber finden wir Darmschlingen und gleich hier ist der nach vorn ziehende Blutkanal vom Darm getrennt. Ganz vorn aber sehen wir noch die ursprünglichen Verhältnisse. Hier öffnet sich der arterielle Kanal in den um den Munddarm (Zungenapparat) liegenden Sinus.

Es läßt sich zunächst fragen, warum das für den Fuß bestimmte Blut hauptsächlich durch diesen weit nach vorn gelagerten Sinus fließt. Ich glaube die Antwort ist die, daß hier mehr als anderswo sich die Muskulatur des Darmes (speziell des Zungenapparates) und die der ventralen Körperwand verbinden. In dieser Region treten auch die Markstränge in den Fuß hinein und mit den Muskelfasern und diesen Marksträngen können natürlich auch Blutkanäle parallel verlaufen. Obgleich die dorsolaterale Oberfläche der muskulösen Masse an das Hämocöl angrenzt, so sind doch die Fasern der Masse so dicht aneinander gelagert, daß an solchen Stellen nicht viel Blut in die Muskelmasse eintreten könnte. Der Munddarmsinus hat aber noch den anderen großen Vorteil für das Tier, daß der Blutstrom in demselben immer von der regelmäßigen Pulsation des Zungenapparates verstärkt werden muß. Diese Betrachtungen erklären die Fortdauer dieses Sinus und den Kreislauf des Blutes von der Aorta durch denselben nach dem Fuß.



Die unmittelbaren Vorfahren der Gastropoden (ohne Torsion) hatten wahrscheinlich eine U-förmige Darmschlinge, ähnlich derjenigen der Cephalopoden, diese Form des Darmes hat vermutlich die Trennung der Aorta von der Darmwand bedingt, weil es für das Blut wichtig ist, immer auf dem kürzesten Wege nach dem Kopfe zu gelangen. Der ursprüngliche Darmblutsinus ist deshalb bei den Prägastropoden nur am vorderen (Munddarmsinus) und am hinteren Ende (Herzkammer) erhalten geblieben.

Die Torsion der Gastropoden hat aber diese Verhältnisse noch mehr verändert. Sie hat den Enddarm nach rechts und vorn gedreht, weshalb man ihn bei den gegenwärtigen Gastropoden hinter und über dem Kopfe findet.

Das Herz ist dem Enddarm gefolgt und liegt später nicht sehr weit vom Kopfe, der Weg des Blutes nach dem Kopfe durch die Blutlücken der Darmwandmuskulatur wäre deshalb ein sehr großer Umweg. Durch die Torsion ist natürlich das frühere Vorderende des Herzens zum Hinterende geworden und umgekehrt. Die vollständige Trennung des Herzens vom Darm tritt bei den Gastropoden, z. B. bei den Docoglossen und bei den Monotocardiern, erst später ein.

Bei *Haliotis* selbst sind die Verhältnisse zum Teil sehr primitive, die zwei Vorhöfe sind noch nicht sehr verschieden, doch ist der linke größer und dicker als der langgestreckte rechte (Fig. 4). Der linke Vorhof ist nur ein wenig nach vorn gedreht. Die Branchialhöhle aber hat sich vertieft und deshalb ist das Perikard weiter nach hinten zu liegen gekommen. Bei *Haliotis* ist eine größere Anzahl von Blutkanälen genau abgegrenzt als bei vielen anderen mehr spezialisierten Gastropoden, ob dies aber ein primitives Merkmal ist, scheint mir fraglich.

Sehr eigentümliche Verhältnisse der Blutkanäle in der Gegend der linken Niere und des Basibranchialsinus sind oben beschrieben worden. Ueber den Ursprung und die Ursachen dieser Verhältnisse könnte man Vermutungen aufstellen, doch will ich mich auf möglichst wenig beschränken, weil genaue Beobachtungen über diese Verhältnisse bei verwandten Tieren heute noch fehlen. Hier mache ich nur darauf aufmerksam, daß die basale Verbindung zwischen dem „Vas afferens“ und dem „Vas efferens“ des Ctenidiums ganz so aussieht, als ob sie sich durch eine Vergrößerung eines der sehr kleinen, aber entsprechenden Kanäle im Ctenidium selbst entwickelt hätte. Ein Teil dieses komplizierten Kanalsystems dient sicherlich als Verbindung zwischen den Vorhöfen und sichert

Gleichheit des Druckes auf beiden Seiten des Herzens. Offenbar ist es besser, nicht von abführenden und zuführenden Gefäßen dieser Gegend zu sprechen, überhaupt sollte man in Beziehung auf einen großen Teil des Tieres nicht von einer beständigen Richtung des Blutstromes sprechen, die Strömung ist von den jeweiligen Bewegungen des Fußes sehr stark abhängig. Bemerkenswert ist auch ein Kontrast zwischen dem Blutkreislauf bei Chiton und Patella einerseits und bei Haliotis andererseits. Bei Chiton und Patella läuft das Blut vom Herzen durch eine eigene, obgleich kaum scharf begrenzte Blutbahn nach vorn und tritt erst in der Kopfregion in den um den Zungenapparat liegenden Sinus. Vom letzteren fließt das Blut weiter:

- a) in den Fuß wie bei Haliotis;
- b) in die Eingeweidemasse durch eine Blutbahn, welche die Radulascheide umhüllt.

Bei Haliotis hingegen ist die ganze Radulascheide von der nach vorn laufenden Aorta umhüllt. Die Verhältnisse bei Chiton und Patella sind offenbar primitiver, bei Haliotis dagegen haben wir eine durch die sekundäre Verlagerung des Herzens nach hinten entstandene Neuanpassung.

### Die Atmungsorgane und die Branchialhöhle.

Der Atmung dienen hauptsächlich die paarigen Ctenidien, welche in der Branchialhöhle liegen. Eine sehr eingehende und exakte Beschreibung ist schon von BERNARD (2) gegeben worden, der die Organe der Branchialhöhle ausführlich darstellt, weshalb hier nur eine kurze Bestätigung mit einigen neuen Einzelheiten folgen wird.

Schon im ersten Abschnitte sind die Lage der Branchialhöhle, der Schlitz in ihrem vorderen Abschnitte und die Tentakel des letzteren besprochen worden. Das Dach der Branchialhöhle stellt eine besondere Erweiterung des Mantelrandes dar, und sein Vorderrand, der den Schalenrand absondert, hat ungefähr dieselbe Struktur wie der Mantelrand der rechten Seite. Hier aber ist die Muskulatur bedeutend verstärkt, da viele Retraktorfasern im Rande sich finden.

Im Epithel des Daches der Branchialhöhle sind ein Paar Mucusdrüsen (Hypobranchialdrüsen) differenziert, von denen die linke viel größer als die rechte ist, die sich nur an der Seite des Enddarmes befindet, während die linke sich fast bis zum Vorderende des Daches ausstreckt (Fig. 4).

Das drüsige Epithel ist in großen Falten angeordnet (Fig. 73), welche in der Hinterregion nach dem After gerichtet sind, weiter nach vorn aber immer mehr quer zu liegen kommen. Es finden sich zweierlei Zellarten (Fig. 78), sehr lange Drüsenzellen, die in der Tiefe der Falten noch bedeutend länger sind als auf ihrer Höhe, und bewimperte Stützzellen, die sich nicht bis zur Basis des Epithels ausstrecken. Letztere kommen auf der Höhe der Falten besonders häufig vor. Die Anordnung der Falten zeigt, daß die Umhüllung von Exkrementkörpern mit Mucus eine wichtige Funktion der Drüsen darstellt, doch dient die Sekretion auch zum Schutz des zarten Gewebes des Ctenidiums gegen andere Fremdkörper.

Einzellige Mucusdrüsen kommen in der Wand der Branchialhöhle, die aus ziemlich niedrigem Epithel gebildet ist, überall vor und sind an dem Rande des Ctenidiums, der das zuführende Gefäß enthält, sehr häufig (Fig. 75 u. 76).

Links und rechts springen die Ctenidien als Längswülste an den Seitenwänden der Branchialhöhle vor. Jedes Ctenidium besteht aus paarigen Blättern, die sich auf jeder Seite der Achse anordnen. Die der Wand zugekehrte Seite der Achse enthält die abführende, die der Branchialhöhle zugekehrte Seite die zuführende Blutbahn des Ctenidiums. An der Basis des Ctenidiums leitet die abführende Blutbahn in den Vorhof, die beiden zuführenden Gefäße werden dagegen nicht weit von dem Hinterende durch einen Quersinus (Basibranchialsinus) verbunden, dessen weitere Verbindungen oben beschrieben wurden. Hinter diesem Sinus bleibt die durch seine Wände gebildete Verbindung bestehen (Fig. 73), so daß die zuführende Seite des Ctenidiums am Hinterende mit dem Dach der Branchialhöhle verbunden ist. Diese Tatsache ist von Interesse, weil bei den Trochiden eine ähnliche Verbindung sich viel weiter nach vorn ausdehnt, d. h. in *Haliotis* haben wir die erste Anlage des Trochuszustandes, der wahrscheinlich hervorgerufen worden ist, weil die Ctenidienblätter dabei viel besser und freier aufgehängt wurden. Die Stützmembran des Ctenidiums ist von niedrigem Epithel bedeckt, unter dem querlaufende Muskelfasern häufig vorkommen, aber auch Bindegewebszellen, die ein ziemlich kompaktes Gewebe (s. oben) bilden.

Mit dem abführenden Sinus verbinden sich unregelmäßige Blutbahnen vom Mantelrande u. s. w. Die abführende Blutbahn ist eine Erweiterung des Raumes in dieser Membran. An der Innenseite der Seitenwinkel dieser Blutbahn verlaufen Längs-

muskeln (Fig. 74), die zur Zusammenziehung des Ctenidiums dienen, auf die Blätter gehen sie nicht über.

Die zuführende Blutbahn befindet sich an der freien Seite der Achse und ist von einem höheren Epithel (Fig. 75) ausgekleidet, bei dem Mucuszellen häufig vorhanden sind. Unter dem Epithel sind einige querverlaufende Muskelfasern, welche sich ein bißchen in die Blätter an den Seiten erstrecken.

Wieder unter diesen Fasern sind andere, welche längsgerichtet sind. Das Blatt stellt eine besondere Ausstülpung des Epithels dar, deren zwei Flächen sehr nahe aneinander liegen, so daß das Blatt sehr dünn ist, es ist auch im mittleren Teile schräg gefaltet. Das Epithel ist an der zuführenden Seite des Blattes niedrig und drüsig, gegen die andere aber höher, bewimpert und mit Sinneszellen versehen: es liegt überall einer deutlichen Basalmembran an. An der abführenden Seite kommt noch (Fig. 73—77) chitinartiges Stützgewebe vor, das eine U-förmige Gestalt besitzt. Die eine Hälfte des U liegt im einen, die andere im nächsten Blatt. Die Basis des U ist an der Seite gegen das Epithel etwas ausgedehnt und dient hier als Ansatzstelle für die besprochene Muskulatur, dorsalwärts im Blatt (gegen die zuführende Seite) wird das Chitin immer dünner.

An der abführenden Seite, wo das Chitin vorkommt, ist das überliegende Epithel hoch und besteht aus Wimperzellen und Sinneszellen (Fig. 76). In einer Zone über dem dünneren Teile der Chitinstücke liegt über dem hohen Epithel eine ziemlich dicke Masse, offenbar aus verklebten Cilien gebildet.

Diese kissenähnlichen Bildungen müssen die Blätter des Ctenidiums voneinander abheben. Meines Wissens sind sie bis jetzt nur von Chitoniden (PLATE, 30) und Lamellibranchiern beschrieben worden. Sie kommen auch bei anderen Rhipidoglossen (z. B. *Emarginula*) vor.

Die innere Fläche des Chitins ist von ganz dünnem Bindegewebe ausgekleidet. Solche Gewebelemente kommen auch sonst im Blatte vor. Zwischen den zwei Flächen des Blattes verlaufen sehr zahlreiche faserige Brücken.

Ein Nerv verläuft dem Rande des Blattes entlang. Sonst sind zwei seitliche Nerven in der abführenden (Fig. 74) und drei in der zuführenden Blutbahn (Fig. 75) des Ctenidiums vorhanden. Sie vereinigen sich untereinander und mit dem Blattnerven, und sind mit den Zweigen des Kiemennervs verbunden (s. oben Nervensystem).

## VI. Das Cölom und die verwandten Organe.

Die Annahme ist wahrscheinlich, daß der Teil des Cöloms der Mollusken, der durch das Perikard repräsentiert wird, durch Erweiterung des hinteren Teiles der Geschlechtsdrüse oder eher durch Vergrößerung des Anfangsteiles des Ausführungsganges zustande gekommen ist. Die Ausführungsgänge übernahmen die exkretorische Funktion von primitiveren Nierenbildungen und dienten trotzdem noch als Leiter der Geschlechtsprodukte, die jetzt durch das Perikard durchgehen mußten. Da aber das Perikard einen freien Raum für das pulsierende Herz bildete, ist eine Verbesserung eingetreten, und schon bei den primitivsten Gastropoden öffnet sich die Geschlechtsdrüse direkt in den Anfangsteil (d. h. in den perikardialen Kanal) der Niere.

Offenbar sehr früh in der Entwicklung der Mollusken hat die (ursprünglich) linke Geschlechtsdrüse zugenommen, während die rechte sich verkleinerte und schließlich ganz verschwand. Dadurch ist auch der (ursprünglich) linke Ausführungsweg der wichtigere des Paares geworden und hat bei den unmittelbaren Ahnen der Gastropoden zweifellos die meisten Exkretionsprodukte ausgeleitet. Das Ctenidium dieser Seite wurde dann vom Exkret viel eher belästigt als das andere (das ursprünglich rechte), das dadurch eine größere Wichtigkeit erlangte. Hierin sehe ich, wie ich schon in einer kleinen vorläufigen Abhandlung besprochen habe, die Ursache, die der Torsion bei den Gastropoden die Richtung gab.

### Der Torsionsprozeß

hatte als Ziel hauptsächlich die Verbesserung der Lage der Branchialhöhle, die Lage des wichtigeren (ursprünglich rechten) Ctenidiums wurde um so günstiger, je höher die Branchialhöhle auf der rechten Seite des Tieres zu liegen kam, weil es dabei immer freier über dem After und die wichtigere Nierenöffnung zu stehen kam. Nach Vervollständigung der Torsion sollte sich dann das wichtigere Ctenidium auf der linken, der wichtigere Ausführungsweg auf der rechten Seite befinden, Verhältnisse, die für die primitiven Prosobranchier ganz typisch sind.

### Das Perikard.

GROBBEN (11) hat schon über die Perikardialdrüse geschrieben und PERRIER, HALLER u. a. über die Nieren. Ueber die erste kann ich nichts neues erwähnen, das Perikardepithel ist im allgemeinen sehr flach, nur am Rande des Vorhofes sind die Zellen

(Perikarddrüsenzellen) höher und oft mit vielen Körnchen versehen. Sie besitzen offenbar eine exkretorische Tätigkeit.

### Die rechte Niere

liegt rechts vom Perikard (Fig. 4), erstreckt sich aber unter die benachbarten Eingeweide sowie auch weit nach vorn bis zur Kopfwand, zwischen den Darmschlingen und der Körperwand (Fig. 73). Sie mündet unter und etwas rechts vom Enddarm nach außen, nicht weit vom Hinterende des Daches der Branchialhöhle (Fig. 73). Der Endabschnitt der Niere ist nicht spezialisiert, wie es bei *Pleurotomaria* und *Trochus* der Fall ist, er führt von der Oeffnung im Dach der Kiemenhöhle zurück bis zur rechten Vorderwand des Perikards, wo sich der perikardiale Kanal befindet.

HALLER (16) hat meines Wissens als erster die Verbindung zwischen der rechten Niere und dem Perikard beschrieben, seine Resultate wurden aber von PERRIER (28), ERLANGER (8) und anderen bestritten; es ist mir früher gelungen, den Befund HALLERS zu bestätigen. Kürzlich sind von TOTZAUER (37) gleichlautende Angaben gemacht worden. Die Oeffnung ins Perikard befindet sich ganz in der rechten Vorderecke des Perikards; in den ziemlich kurzen Kanal mündet der Leitungsweg der Geschlechtsdrüse ein; die Oeffnung in die Niere ist ziemlich breit (Fig. 81 und 82). Der Kanal ist hauptsächlich von Nierenepithel ausgekleidet, nur ganz am Ende gegen das Perikard kommt das flache Epithel des letzteren vor. Am Ende gegen die Niere finden sich noch, wie ich glaube, Mucuszellen.

Die Niere selbst stellt eine Epithelwand zwischen einem Blut sinus auf der einen Seite und dem Ausführungsgang auf der anderen vor, nur ist die Oberfläche durch Faltung und Aussackungen bedeutend vergrößert und die Tätigkeit des Organes dadurch erhöht worden.

Unter dem Epithel befinden sich überall Bluträume, fast immer ohne eigene Wandung und innerhalb dieser Räume befinden sich multipolare Bindegewebszellen, Fasern u. s. w., welche ein unregelmäßiges Netzwerk bilden. Unter dem Epithel ist oft eine Schicht strukturloser Grundsubstanz vorhanden, besonders an Stellen, wo zwei Epitheloberflächen nahe aneinander zu liegen kommen.

An solchen Stellen findet man in der Grundsubstanz, wie PERRIER beschreibt, kleine runde und ovale Plasmazellen und auch hier und da mehr faserartige Zellen. Im vorhergehenden Kapitel

wurde erwähnt, daß das Blut die Bluträume unter dem Epithel dieser Niere hauptsächlich durch zwei große Blutbahnen erreicht:

a) Ein ziemlich gut begrenzter Sinus, der von der Kopfhöhle bis zum Basibranchialsinus unter dem Nierenepithel verläuft (Fig. 66—69 und 73).

b) Die Blutbahn, welche das Blut vom hinteren Teile des Eingeweidessackes zur rechten Seite der Niere bringt.

Die größte Blutbahn (a) besitzt eine eigene, aus Muskelfasern gebaute Wand; sie läßt sich verfolgen von der Kopfhöhle bis zum Basibranchialsinus, in den sie sich öffnet. Trotz der deutlichen Begrenzung dieser Blutbahn steht sie sehr häufig mit den unregelmäßigen Blutlücken des Organes in Verbindung. **PERRIER** ist der Meinung, daß das Blut durch das große Gefäß von der Kopfhöhle zum Basibranchialsinus strömt, ohne von den ausscheidenden Substanzen gereinigt zu werden. Nach meiner Ansicht wird dieser direkte Weg nur im Notfalle benutzt, z. B. im Falle eines Mangels an Blut im Ctenidium; gewöhnlich muß sich das Blut dieses Gefäßes mit demjenigen der unregelmäßigen subepithelialen Blutlücken des Organes häufig mischen. Man darf überhaupt dem Tiere einen zu regelmäßigen Blutkreislauf nicht zuschreiben.

**PERRIER** und **HALLER** haben das Nierenepithel beschrieben, doch kann ich weder die eine noch die andere Beschreibung bestätigen. **HALLER** hat folgende Zellarten gesehen:

- a) Zellen mit großen Kernen und grünen Körnchen;
- b) Zellen mit kleinen Kernen und gelblichen Körnchen;
- c) kleinere Zellen in der Urinkammer.

Die Zellarten a und b waren nie zusammen in derselben Aussackung vorhanden.

Für **PERRIER** gibt es:

- a) Lange bewimperte Zellen mit Körnchen. Diese Zellen kommen hauptsächlich in der Nähe der Gefäße vor.
- b) Vacuolisierte Zellen ohne Cilien oder Körnchen.
- c) Sehr regelmäßig bewimperte Zellen der Urinkammer. Von diesem Epithel sagt er: „on ne saurait mieux comparer qu'à celui du tube digestif.“

Nach meinen Beobachtungen gehört weitaus die große Mehrzahl der Zellen zu einer Art, obgleich das Bild etwas variiert. Die Zellen sind (Fig. 79) ziemlich groß und von sehr verschiedener Höhe; die Lage des Kernes, welcher groß und oval ist, variiert stark; im Protoplasma finden sich überall zerstreut dunkle Körnchen, die sich jedoch hauptsächlich gegen die freie Oberfläche sammeln.

Die Oberfläche der Zellen ist ziemlich unregelmäßig und Cilien scheinen nicht vorhanden zu sein. Der oberflächliche Teil der Zelle ist oft vakuolisiert und aufgeblasen, und auf Schnittpräparaten häufig von der Zelle getrennt. Hier und da findet man schmalere, fast oder ganz körnchenlose Zellen, die aber auch große, doch etwas schmalere Kerne besitzen und möglicherweise junge Stadien der gewöhnlichen Zellen darstellen.

Die Zellen, die der Muskelwand der großen Blutbahn anliegen, sind schmaler und besitzen weniger Körnchen, offenbar weil die Wandung zwischen Blutraum und Nierenepithel die exkretorische Tätigkeit der Zelle verhindert.

Gegen die Nierenöffnung zu werden die Zellen bedeutend kleiner, sind aber immer von derselben Art, Körnchen werden immer seltener. Die unmittelbare Umgebung der Oeffnung ist von einem ganz niedrigen Epithel ausgekleidet. Cilien habe ich nicht gesehen. Meine Präparate stammen von in Sublimat konservierten Tieren, bei denen z. B. die Cilien der Dünndarmzellen und die Umrisse der Zellen der großen Verdauungsdrüse vollkommen konserviert waren. Die Bilder (Fig. 79) sind nach 8  $\mu$  dicken Schnitten gezeichnet worden; es wurde Celloidin-Paraffineinbettung und Färbung mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Erythrosin angewendet. Ich habe gleiche Resultate auch von anderen und anders behandelten Schnitten bekommen.

### Die Geschlechtsdrüse

ist das veränderlichste Organ des Molluskenkörpers; sie entwickelt sich immer an solchen Stellen, wo etwas freier Raum das besondere Wachstum zur Brunstzeit ohne Aenderung der Körperform erlaubt. Bei *Haliotis* entwickelt sich deshalb die Drüse auf der Oberfläche der hinteren Eingeweidemasse und des kegelförmigen Coecums. Sie erstreckt sich auch zwischen der Niere und der Körperwand auf der linken Seite des großen Schalenmuskels bis weit nach vorn (Fig. 4).

Ein Leitungsweg der Drüse führt, wie schon erwähnt, in den renoperikardialen Kanal (Fig. 4 und 81). TOBLER (36) hat einen zweiten Leitungsweg bei *Parmophorus* gefunden, und TOTZAUER hat einen entsprechenden für *Haliotis* beschrieben, den ich aber nicht gefunden habe.

Die Bildung der Geschlechtszellen ist eine spezielle Frage, die ich ganz auf der Seite gelassen habe. Leider habe ich in



meiner vorläufigen kleinen Arbeit (9), in der ich das Vorkommen des rechten renoperikardialen Kanales bestätigte, einige Irrtümer hinzugefügt, die, wie ich später fand, durch die schlechte Konservierung des Materials verursacht wurden. Damals fand ich Geschlechtszellen überall in der Nierenhöhle, weshalb ich natürlich dachte, daß das Tier zur Brunstzeit konserviert worden sei; die Zellen waren aber unreif und lagen nur frei wegen der teilweisen Auflösung des Gewebes. Die Brunstzeit fällt im englischen Kanale in den Sommer, hauptsächlich von Juni bis August.

HALLER hat die rechte Nierenöffnung als die der Geschlechtsdrüse eigene Mündung nach außen beschrieben, eine jedenfalls ganz falsche Auffassung der Verhältnisse, wie PERRIER, PELSENEER, THIELE u. a. gezeigt haben.

### Die linke Niere

ist schon von HALLER, PERRIER u. a. beschrieben worden. HALLER glaubt, daß dieses Organ nur eine Aussackung des Ausführungsganges der rechten Niere darstellt, die zwei Nieren sind aber vollkommen voneinander getrennt, wie von vielen anderen Autoren angegeben worden ist.

Die linke Niere steht in großem Gegensatz zur rechten. Sie bildet einen verhältnismäßig kleinen Sack zwischen der linken Seite des Daches des Perikards (Fig. 4 und 66–72) und der Branchialhöhle. Der Gegensatz zeigt sich in der Struktur makroskopisch und mikroskopisch ebenso scharf: das Epithel dieser Niere ist zu langen Papillen ausgebildet, die sich in den zentralen freien Raum vorstülpen.

Der Gegensatz zur rechten Niere ist ebenso scharf in Bezug auf die Blutbahnverhältnisse. WEGMANN beschreibt Blutbahnen zwischen den Lakunen unter dem Epithel dieser Niere und dem Basibranchialsinus einerseits und den beiden Vorhöfen andererseits. Für PERRIER sind nur die Verbindungen mit den Vorhöfen wichtig. Ich habe folgende Blutbahnen gefunden (Fig. 64–72):

1) Zwischen den Bluträumen dieser Niere und denen des angrenzenden Gewebes — d. h. zwischen denen der Perikardwand und der Wand des hinteren Teiles der Branchialhöhle.

2) Zwischen dem Basibranchialsinus und einem ziemlich scharf begrenzten Raume an der rechten Vorderecke der Niere. (Dieser Raum ist auch mit den allgemeinen Bluträumen der Niere verbunden) (*B.Br.X*).

3) Zwischen dem eben erwähnten Raume und dem zweiten vom hinteren Aste des Basibranchialsinus abzweigenden Kanale (s. o. p. 295 und Fig. 69 *B.Br.l*).

4) Der eben genannte Kanal, mit dem vorher erwähnten Raume schon verbunden, führt weiter, bis er sich schließlich ins linke abführende Kiemengefäß öffnet, an der Stelle, wo dieses ins Perikard eintritt (Fig. 70—72).

5) Der dritte (s. o. p. 295), vom hinteren Ast des Basibranchialsinus ausgehende Kanal tritt in Verbindung mit den Lücken unter dem Epithel des dorsalen Teiles der Niere (*B.Br.d*).

Das Blut, das durch 2), 3), 4) und 5) an diese Niere gelangt, muß schon von den exkretorischen Stoffen ziemlich gut gereinigt sein, weil es so kurz vorher das Epithel der rechten Niere passiert hat.

In einem Punkte aber verhalten sich das rechte und das linke Organ gleich, jedes hat seinen perikardialen Kanal. Der Kanal der linken Niere, den ich vorher nicht gefunden hatte, befindet sich ganz am Vorderende des Perikards und verläuft vom Boden der Niere schräg nach hinten, um in den Boden des Perikards einzumünden (Fig. 83—85). Die Zellen am Ende des Kanals gegen die Niere gleichen denjenigen des Nierenepithels. Weiter im Kanal nehmen die Zellen an Größe ab, die Kerne bleiben aber groß. Der größte Teil des Kanals ist vom flachen Perikard-epithel ausgekleidet, eine Tatsache, die uns lehrt, daß der Kanal in die Länge gezogen worden ist. Dieser Kanal ist schon von PERRIER und ERLANGER beschrieben worden.

Auch in Bezug auf das Epithel dieser Niere kann ich weder die Beschreibung PERRIERS noch die Angaben HALLERS durchaus bestätigen.

HALLER beschreibt für eine Papille der Niere einen zentralen Stiel von Fasern, der dann von Epithel überzogen ist. PERRIER dagegen hat einen Blutraum im Zentrum der Papille gefunden, von einer dicken Bindegewebsschicht umgeben, die von einem ganz kleinzelligen Epithel bedeckt wird.

Gleichwie PERRIER angibt, finde ich einen Blutraum im Zentrum der Papille, dann eine Bindegewebsschicht, dann das deckende Epithel (Fig. 80). Von der Beschreibung PERRIERS weiche ich mit der Angabe ab, daß erstens die Bindegewebsschicht nur sehr mäßig entwickelt ist und zweitens, daß die Zellen des Epithels ziemlich groß und hoch sind. Wie er angibt, findet man etwas Schleim im Nierenraum. Das Epithel ist demjenigen der anderen

Niere nichts weniger als ähnlich, die Zellen sind viel regelmäßiger und besitzen keine pigmentierten Körnchen. Die Zellen sind ziemlich hoch und ungefähr viereckig, sie besitzen sehr deutliche Kerne, welche eher über als unter der Mitte der Zellen liegen. Der oberste Teil der Zelle ist für Farbstoffe ziemlich empfindlich, eine Tatsache, welche den Irrtum *PERRIER*s vielleicht verursacht hat.

Die Zellbasis ist angeschwollen und weniger deutlich. Sie liegt gegen den zentralen Blutraum der Papille, in welchem Blutkörperchen und Bindegewebe vorkommen.

*PERRIER* (28) beschreibt „des masses, que les coupes montrent comme s'étant déposées dans les mailles mêmes du tissu conjonctif de la papille . . . cette masse est comme formée de batonnets fasciculés . . . des sortes de . . . crystalloïdes qui sont entraînés par le courant sanguin“.

Diesen Befund kann ich teilweise bestätigen, nur glaube ich, daß diese farblosen lichtbrechenden Körnchen, die in kleinen Gruppen liegen, gewöhnlich innerhalb der Zellen des Epithels und nicht im Bindegewebe des zentralen Raumes liegen. *PERRIER* hat hauptsächlich die lebenden Papillen beobachtet, das habe ich auch getan, dazu aber habe ich noch andere Beobachtungen ausgeführt, die ich hier beschreibe:

a) Eine ganz frische Papille wurde mit schwacher Essigsäure behandelt. Die Säure hat das Gewebe der Papille aufgehellte, wodurch die kleinen Körnchen viel stärker auffielen. Sie stehen in kleinen Gruppen und haben jedes vielleicht eine Länge von 0,02 mm.

b) Die jetzt durchsichtige Papille mit den auffallenden Körnchen wurde mit stärkerer Essigsäure behandelt, aber erst nach beträchtlicher Erwärmung lösten sich diese Körnchen zum Teil auf.

c) Eine ähnliche Papille wurde mit dem *MILLON*schen Reagens behandelt. Die Körnchen waren aber zu klein, als daß eine Färbungsreaktion beobachtet werden konnte.

d) Eine frische Papille wurde mit Salpetersäure (gleicherweise mit Salzsäure) behandelt. Mit schwacher Säure erfolgte keine Reaktion, mit stärkerer Säure und nach Anwendung von Wärme verschwanden die Körnchen mit dem Gewebe.

e) Eine frische Papille wurde mit Kalilauge behandelt. Dabei lösten sich die Körnchen zweifellos auf.

f) Eine frische Papille wurde mit Pepsinlösung (dazu eine Spur Salzsäure) behandelt. Die Lösung wirkt langsam ein, nach einiger Zeit aber quellen die Körnchen auf und werden schließlich weniger deutlich.

Reaktionen a—d zeigen, daß wir es wahrscheinlich nicht mit einem Metallsalz zu tun haben und erlauben die Vermutung, daß die Körnchen organischer Natur seien. Diese Resultate gebe ich aber unter Vorbehalt; ich hoffe, diese Frage eingehender untersuchen zu können.

Es unterliegt jedenfalls keinem Zweifel, daß dieses Organ sich in Bezug auf die Funktion von der rechten Niere scharf unterscheidet. Das Epithel, die Verhältnisse der Blutbahnen, der Inhalt der Zellen, die Struktur und Lage des Organes sind in den beiden Fällen sehr verschieden.

Das morphologische Interesse für die Niere liegt in ihren Beziehungen zu den Torsionsvorgängen die oben besprochen wurden, und in der Frage nach der Homologie der einzigen Niere höherer Prosobranchier (Monotocardier).

In meiner kleinen vorläufigen Abhandlung habe ich versucht, die Ansicht PERRIERS zu unterstützen und die Niere der Monocardier vom hinteren Abschnitte der rechten Niere einer *Haliotis* abzuleiten; die linke Niere wäre dann der Nephridialdrüse der Monocardier homolog. Seither aber haben die Zeugnisse für die entgegengesetzte Ansicht zugenommen. Miss DRUMMOND (6) hat die ontogenetischen Befunde ERLANGERS bestätigt und THIELE hat eine Nephridialdrüse bei der linken Niere von *Trochus* gefunden, und dazu auch die rechte Niere der primitiven *Rhipidoglossen* als Homologon des Nebenorganes des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Neritiden* aufgefaßt. Ich kann hier kein neues Licht auf diese schwierige Frage werfen und muß deshalb diese Diskussion übergehen, nur möchte ich hinzufügen, daß, wenn man die Niere der Monotocardier von der linken Niere der Diotocardier ableitet, die Monotocardier von einem Diotocardier abstammen müssen, bei dem die linke Niere noch nicht in einen Papillarsack umgewandelt ist.

WOODWARD (40) hat einen Schritt in der Richtung dieser Annahme gemacht, indem er bei der Diskussion des Nervensystems die Ansicht unterstützt, daß *Pleurotomaria* eher als *Trochus* die Stammform der Monotocardier darstellt. Wenn wir aber an dieser Homologie der linken Niere mit der Niere der Monotocardier festhalten wollen, sollten wir noch weiter zurückgehen, weil offenbar schon bei *Pleurotomaria* die linke Niere nicht mehr ein rein exkretorisches Organ ist, sondern ein Papillarsack, ähnlich dem von *Haliotis*.

---

### Verzeichnis der zitierten Literatur.

---

- 1) AMAUDRUT, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. 8, Vol. VII, 1898.
- 2) BERNARD, F., Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. 7, Vol. IX, 1890.
- 3) BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte (MERKEL u. BONNET), Abt. 1, Bd. X, 1898.
- 4) BOUTAN, L., La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. exp. et gén., Sér. 3, T. VII, 1899.
- 5) BOUVIER, E. L., Système nerveux etc. des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat., Sér. 7, T. III, 1887.
- 6) DRUMMOND, J. M., On the development of *Paludina*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVI, 1902.
- 7) ERLANGER, R. VON, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.
- 8) — On the paired nephridia of Prosobranchs, Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIII, 1892.
- 9) FLEURE, H. J., On the relations of the kidneys in *Haliotis tuberculata* etc. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVI, 1902.
- 10) — On the evolution of topographical relations among the Docoglossa. Trans. Linnean Soc., 1904.
- 11) GROBBEN, C., Die Perikardialdrüse der Gastropoden. Arb. Zool. Institut. Wien, IX, 1890.
- 12) HESCHELER, K., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von Professor LANG. Abteilung Mollusken. Jena 1900.
- 13) HILGER, C., Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
- 14) HUXLEY, T. H., On the morphology of the cephalous Mollusks. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1853.
- 15) HALLER, B., Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Morph. Jahrb., Bd. IX u. XI, 1883—86.
- 16) — Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894.
- 17) DE LACAZE-DUTHIERS, H., Mémoire sur le système nerveux de l'*Haliotide*. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. 4, T. XII, 1859.
- 18) LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVIII, 1904.

- 19) LANKESTER, E. RAY, „Mollusca“. Encyclopaedia Britannica, 9. ed., 1883.
  - 20) — On the originally bilateral character of the renal organs of Prosobranchia. Ann. Mag. Nat. Hist., Sér. 5, Vol. VII, 1881.
  - 21) — On the Coelom and vascular system of Mollusca and Arthropods. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIV, 1893.
  - 22) LEYDIG, FR., Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. II, 1850.
  - 23) MILNE-EDWARDS, H., Sur la classification des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. 3, T. 9, 1848.
  - 24) MOORE, J. E. S., The Molluscs of the great African lakes. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLI, 1898.
  - 26) PATTEN, W., Eyes of Molluscs et Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
  - 27) PELSENER, P., Les Mollusques archaïques. Mem. cour. de l'Acad. Belg., Vol. LVII, 1899 und viele andere Schriften.
  - 28) PERRIER, RÉMY, Le rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. Nat. Zool., Sér. 7, T. VIII, 1890.
  - 29) PILSBRY, H., G. W. TRYON, Manual of Conchology. New Jersey U. S. A.
  - 30) PLATE, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen A, B und C. Zool. Jahrb., 1897—1900 und andere Schriften.
  - 31) SIMROTH, H., „Mollusca“, in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1897.
  - 32) SOWERBY, Thesaurus conchyliorum. London.
  - 33) THIELE, J., Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIX, 1890.
  - 34) — Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. 1) Ueber das Epipodium. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII, 1892. 2) Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate. Ibid., Bd. LXII, 1897.
  - 35) — Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, H. 2 u. 3, 1902 und andere Schriften.
  - 36) TOBLER, MAX, Zur Anatomie von Parmophorus. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXVI, 1901.
  - 37) TOTZAUER, R. J., Nieren und Gonadenverhältnisse von Haliotis. Zool. Anz., Bd. XXV, 1902.
  - 38) WEGMANN, H., Contributions a l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. zool. expér., Ser. II, Vol. II, 1884.
  - 39) WETTSTEIN, E., Zur Anatomie von Cryptoplax. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXVIII, 1904.
  - 40) WOODWARD, M. F., The Anatomy of Pleurotomaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLIV, 1901.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

R = rechtsseitig, L = linksseitig

- |   |   |
|---|---|
| <p><i>A</i> Seitenwand des Magens, topographische Vorderseite</p> <p><i>Abf</i> die Seite des Ctenidiums mit dem abführenden Gefäß</p> <p><i>Ao</i> Aorta oder Bulbus aortae</p> <p><i>Ao.N</i> Nerv zur Aortenwand</p> <p><i>Aus</i> Ausbuchtung des Hohlraumes der Otocyste</p> <p><i>Au</i> Auge</p> <p><i>Auep</i> Augenepithel</p> <p><i>B</i> Seitenwand des Magens, topographische Hinterseite</p> <p><i>B.Br</i> Basibranchialsinus</p> <p><i>B.Br.r</i>, <i>B.Br.l</i>, <i>B.Br.d</i> Kanäle vom Hinterzweig des Basibranchialsinus, die nach rechts resp. nach links und dorsalwärts gehen (s. o. p. 295)</p> <p><i>B.Br.X</i> Kanal vom Basibranchialsinus selbst, zur linken Niere</p> <p><i>B.Dr</i> Buccaldrüse oder ihre Einmündung in den Munddarm</p> <p><i>Brd.N</i> Nerven des Daches der Branchialhöhle</p> <p><i>B.T</i> Buccaltaschen</p> <p><i>Buc</i> Buccalnervensystem</p> <p><i>Cer</i> cerebrale gangliöse Region</p> <p><i>C.Pl</i> Cerebropleuralkonnektiv</p> <p><i>C.Ped</i> Cerebropedalkonnektiv</p> <p><i>Ct</i> Ctenidium</p> <p><i>Ctn</i> Ctenidialnerv</p> <p><i>Cut</i> Cuticula</p> <p><i>D.F</i> oberste Falte der Mantelrandspalte</p> | <p><i>D.Kl</i> dorsale Klappe des Munddarmes</p> <p><i>D.Lp</i> dorsale Lappen des Mantelrandes</p> <p><i>Dr.B<sub>1</sub></i> Drüsenband vom Boden des Magens</p> <p><i>Dr.B<sub>2</sub></i> Drüsenband der Seitenwand <i>A</i> des Magens</p> <p><i>Dr.Z</i> Drüsenzelle</p> <p><i>Epi</i> Epipodium</p> <p><i>Epi.N</i> Epipodialnerv</p> <p><i>End</i> Enddarm</p> <p><i>End.N</i> Enddarmnerv</p> <p><i>Fs</i> Fußsohle</p> <p><i>Fs.N</i> Fußsohlennerv</p> <p><i>Gdr</i> Geschlechtsdrüse</p> <p><i>Gdrg</i> Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse</p> <p><i>Gdr.N</i> Nerv der Geschlechtsdrüse</p> <p><i>Gk</i> Glaskörper des Auges</p> <p><i>Gr.Sch.M</i> großer Schalenmuskel</p> <p><i>Haft.E</i> Haftepithel</p> <p><i>H</i> Herzkammer</p> <p><i>Hauptr</i> Hauptrinne des Magens</p> <p><i>H.Kl</i> Klappe zwischen Vorhof und Herzkammer</p> <p><i>Hkn</i> Nerv des Subradularhöckers</p> <p><i>H.Wz</i> Hautwarze</p> <p><i>H.N</i> Nerv zur Herzkammer</p> <p><i>In.Fs.N</i> innere (mediane) Serie der Fußsohlennerven</p> <p><i>K</i> Kiefer. In Fig. 15 bedeutet <i>K</i> die Oberfläche des Kieferwulstes nach Entfernung des Kiefers</p> |
|---|---|

- K.Ep* Epithel, welches die Stäbchen des Kiefers absondert  
*K.St* Kieferstäbchen  
*K.C* kegelförmiges Coecum der Eingeweidemasse  
*Kn* Hauptknorpel  
*Lab* Labialkommissur  
*Lat.Ein* laterale Einstülpung der Munddarmwand. Diese Einstülpung trennt den Munddarmraum von der Radulascheide (Fig. 19—21)  
*Lgm* Längsmuskulatur des Kopf-tentakels  
*Lip.N* Lippenerv  
*Lip.P* Lippenpapille  
*Lg.C* Längsmuskulatur des Ctenidiums  
*M* Mund  
*M<sub>8</sub>, M<sub>13</sub>* u. s. w. beziehen sich auf die Muskeln des Zungenapparates (s. o. p. 267—269)  
*Mag* Magen  
*Mdr* Munddarmraum  
*Mit* mittlerer Teil der cerebralen gangliösen Region  
*M.Kl* Klappe zwischen Schlund und Magen  
*N* Niere  
*Neb.Rin* Nebenrinne in der Magenwand  
*N.N* Nerv zur Nierenöffnung  
*Nsch* Nervenschicht des Auges  
*Nv* Nerv  
*Nvt* Nerv des Tentakels  
*O<sub>1—4</sub>* Mündung der Hauptschläuche der sogen. Verdauungsdrüse in den Magen  
*Ob* Oberer Teil der cerebralen gangliösen Region  
*Op.N* Nerv des Auges  
*Osp* Nerv des Osphradiums  
*Ped* Pedalmarkstrang  
*Ped.Com* Pedale Kommissur  
*Pig.Gr* Pigmentrinne zwischen Hautwarzen  
*Pig.Z* Pigmentzone des Mantelrandes  
*Pk* Perikard  
*Pk.N* Nerv zur Perikardwand  
*Pl* Pleuralnerv  
*Pl.V* Pleurovisceralkonnektiv  
*Q.M* Quermuskulatur des zuführenden Gefäßes des Ctenidiums  
*Rad* Radula  
*Rads* Radulascheide  
*Rinne Y* Rinne, in welcher sich die Oeffnungen  $O_1$  u.  $O_2$  befinden und die bis ins spiralgige Coecum hinaufgeht  
*R.P.C* Renoperikardialer Kanal  
*Rp.N* Nerv zum renoperikardialen Kanal  
*Sch.F* Schwanzfortsatz des Fußes  
*Schl* Schlund  
*Sch.M* Schalenmuskel  
*Schl.N* Schlitznerv  
*Schl.T* Schlitztentakel  
*Sch.T* Schlundtasche  
*Sec.Z* Sekretionszone der Mantelrandspalte  
*Sens.Z* Zone mit Sinneszellen am Rande des ventralen Lappens des Mantels  
*Sin.Z* Sinneszelle  
*Sin.Ep* Sinnesepithel  
*S.M.N* Nerv zum Schalenmuskel  
*Sp.C* Spiralgiges Coecum des Magens  
*Sp.Z* Zelle vom Ende eines Schlauches der sogen. Verdauungsdrüse  
*St.H.F* Stirnhautfalte  
*Stz* Stützzelle  
*St* Stäbchenschicht des Auges  
*Subrad.H* Subradularhöcker  
*Subepi.D* Subepitheliale Drüsenzellen  
*Sup* Supraintestinales Pleurovisceralkonnektiv  
*Sub* Subintestinales Pleurovisceralkonnektiv  
*Unt* Unterteil der cerebralen gangliösen Region  
*Vas.A* Vas afferens (zuführendes Gefäß) des Ctenidiums



<i>Vas.E</i> Vas efferens (abführendes Gefäß) des Ctenidiums	<i>V.N</i> Hauptsinus des Blutgefäßsystems der rechten Niere
<i>Vfl</i> Vorderer Lappen des Fußes	<i>Visc</i> viscerele gangliöse Region
<i>Vfn</i> Nerv des vorderen Fußteils	<i>Vr</i> Einstülpung der Seitenwand A des Magens
<i>Vh</i> Vorhof	X laterale Rinne im pedalen Markstrang
<i>Vhm</i> Nerv zur Vorhofwand	Z Zotten des Fühlers
<i>Vlp</i> ventraler Lappen des Mantelrandes	Zf Zottenfühler
<i>Vl</i> ventrolaterales Skelettstück des Zungenapparates	<i>Z.Mus</i> Quermuskulatur des Tentakels. Retraktoren der Zotten
<i>V.Kl</i> Ventrale Klappe des Munddarmes	<i>Zuf</i> Die Seite des Ctenidiums mit dem zuführenden Gefäße

Ueber die Bedeutung der kleinen Buchstaben in Fig. 60 s. oben p. 296.

#### Tafel IX.

Fig. 1. *Haliotis tuberculata*, Linnaeus. Das Tier kriechend von oben gesehen.

Fig. 49. Schematische Darstellung der Hauptbestandteile des Nervensystems.

#### Tafel X.

Fig. 2. Das konservierte Tier von unten gesehen.

Fig. 3. Das Tier sich wendend.

Fig. 4. Das konservierte Tier von oben gesehen, nach Entfernung der Schale und des Daches des Perikards.

Fig. 5. Querschnitt durch den Mantelrand der linken Seite. 200 : 1.

Fig. 5a. Eine Drüsenzelle von der Falte *D.F.* 600 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Mantelrand der rechten Seite, ziemlich weit vorn. 150 : 1.

Fig. 7. Das Haftepithel. 300 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch den vorderen Teil des Fußes, hinter der Vereinigung der seitlichen Lappen. 150 : 1.

Fig. 9. Das Epithel einer Hautwarze. 600 : 1.

Fig. 10. Das Epithel der Fußsohle in der Vorderregion. 600 : 1.

#### Tafel XI.

Fig. 11. Der Darmkanal.

Fig. 12. Die Lippen, die Radula u. s. w., wenn das Tier eine durchsichtige Alge frisst.

Fig. 13. Eine Kieferplatte.

Fig. 14. Der Zungenapparat von unten gesehen. Die Zahlen beziehen sich auf die Muskeln (s. oben p. 267—269). Das Epithel an den Seiten des Subradularhöckers ist weggenommen. 3 : 1.

Fig. 15. Der Munddarm durch Entfernung des zentralen Teiles der dorsalen Wand geöffnet.

Fig. 16. Die Dorsalwand des Munddarmes.

Fig. 17. Der Magen durch Einschnitt in die dorsale Wand geöffnet.

Fig. 18. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend des Kiefers. 30 : 1. Die Zahlen in Fig. 18—23 beziehen sich auf die Abbildungen, welche das Epithel der bezeichneten Stellen darstellen. Die punktierten Linien in Fig. 18 zeigen die Verhältnisse etwas weiter vorn, wo der seitliche Fortsatz des Subradularhöckers und der Kiefer sich berühren.

Fig. 19. Querschnitt durch den Kopf in der Ebene, in welcher die Buccaldrüsen münden. 30 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend des Vorderendes der Schlundtaschen. 30 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch den Munddarm in der Gegend der Klappen. 30 : 1.

### Tafel XII u. XIII.

Fig. 22. Querschnitt durch den Schlund und seine Taschen. 20 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch den Schlund und das Hinterende seiner Taschen. 20 : 1.

Fig. 24. Die Radula: *a* Rhachiszahn, *b—f* 1.—5. Lateralzahn, *g* Typus der 1. Marginalzähne, *h* Marginalzahn von der Seite gesehen, *k* Marginalzahn (25—50 ungefähr) und derselbe von der Seite gesehen, *l* Typus der letzten Marginalzähne. Alles ungefähr 80 : 1.

Fig. 25a. Epithel einer Lippenpapille. 400 : 1.

Fig. 25b. Epithel der ventrolateralen Wand des Mundrohres (s. Fig. 18). 400 : 1.

Fig. 26a u. b. Epithel mit Drüsenzellen. Lateraler Teil des Munddarmdaches (s. Fig. 18—20). 400 : 1.

Fig. 26c. Epithel von den in Fig. 18—20 bezeichneten Stellen. 400 : 1.

Fig. 27. Epithel der Buccaldrüsen 400 : 1.

Fig. 28a. Epithel der Buccaltaschen. 400 : 1.

Fig. 28b. Eine Drüsenzelle der Buccaltaschen sehr stark vergrößert.

Fig. 29. Epithel des Subradularhöckers. 400 : 1.

Fig. 30. Kieferepithel. 400 : 1.

Fig. 31. Die Rinne in dem ventralen Epithel des vorderen Teiles der Radulascheide. 400 : 1.

Fig. 32. Das Epithel an den in Fig. 18—21 bezeichneten Stellen. 400 : 1.

Fig. 33a. Das Epithel einer Falte aus dem zentralen Teile des Schlundes. 400 : 1.

Fig. 33b. Das Epithel einer Falte der Schlundtaschen. 400 : 1.

Fig. 34. Das Epithel einer Falte in der Schlundwand. Enge Region des Schlundes. 400 : 1.

Fig. 35. Das Epithel einer Falte in der Schlundwand. Breite Region des Schlundes. 400 : 1.

Fig. 36a. Das Epithel eines Schlauches der sogenannten Verdauungsdrüse. 400 : 1.

Fig. 36b. Eine Zelle der Verdauungsdrüse sehr stark vergrößert.

Fig. 37. Epithel der Hauptschläuche der Verdauungsdrüse. 400 : 1.

Fig. 38a. Bewimpertes Epithel des Dünndarmes. 400 : 1.

Fig. 38b. Epithel des Drüsenbandes des Dünndarmes. 400 : 1.

Fig. 39—42. Schräge Schnitte durch den Schlund, den Magen und das spirallige Coecum. Die Schnittebene war fast parallel der Querachse des Tieres. Fig. 42 ist der hinterste Schnitt. Ungefähr 30 : 1.

Fig. 43. Querschnitt durch den Kopftentakel. 80 : 1.

Fig. 44. Epithel des Kopftentakels. 600 : 1.

Fig. 45. Längsschnitt durch das Auge. 150 : 1.

Fig. 46. Querschnitt durch die Otocyste. 300 : 1.

Fig. 47. Die Vorderwand der Otocyste. 80 : 1.

Fig. 48. Querschnitt durch das Hinterende des Fußes. Region des Schwanzfortsatzes. 30 : 1.

Fig. 50. Die cerebrale gangliöse Region. 8 : 1.

Fig. 51. Der Hinterteil der pleurovisceralen Konnektive, etwas schematisch. 2 : 1.

Fig. 52. Schnitt durch die cerebrale gangliöse Region. 150 : 1.

Fig. 53. Wie Fig. 52, weiter hinten. 150 : 1.

Fig. 54a—c. Schnitte durch die Hauptnerven im Vorderteil des Fußes, um die Kommissur zu zeigen. 300 : 1.

Fig. 55. Querschnitt durch den Hinterteil (Pleuropedalregion) des Schlundes. 40 : 1.

Fig. 56. Wie Fig. 55, weiter hinten. 40 : 1.

Fig. 57—59. Querschnitte durch einen pedalen Marktstrang. 80 : 1.

Fig. 60. Vertikaler Schnitt durch das Perikard auf der linken Seite desselben. Für die Bedeutung der kleinen Buchstaben s. oben p. 296. 80 : 1.

Fig. 61. Ein Teil eines vertikalen Schnittes durch das Perikard, weiter nach rechts. 80 : 1.

Fig. 62. Ein Blutsinus am Fuße. 80 : 1.

Fig. 63. Querschnitt einer kleinen Blutlücke in einer Bindegewebsmasse mit gallertähnlicher Grundsubstanz. 600 : 1.

Fig. 64—72. Eine Serie von Querschnitten durch die Hinterregion der Branchialhöhle, um die Blutbahnverhältnisse zu demonstrieren. Schematisch. 25 : 1.

#### Tafel XIV.

Fig. 73. Querschnitt durch die Hinterregion der Branchialhöhle (*Haliotis iris*). 50 : 1.

Fig. 74. Querschnitt durch das abführende Gefäß des Ctenidiums (Vas efferens). 300 : 1.

Fig. 75. Querschnitt durch das zuführende Gefäß des Ctenidiums (Vas afferens). 300 : 1.

Fig. 76. Vertikaler Schnitt durch ein Blatt des Ctenidiums. 600 : 1.

Fig. 77. Schematischer vertikaler Schnitt durch einige Blätter und das abführende Gefäß, um die Skelettbildungen u. s. w. zu demonstrieren. 80 : 1.

Fig. 78. Zellen der Hypobranchialdrüse. 600 : 1.

Fig. 79. Epithel der rechten Niere. 600 : 1.

Fig. 80. Epithel der linken Niere. 600 : 1.

Fig. 81—82. Schnitte durch den rechten Renoperikardialkanal. 300 : 1.

Fig. 83—85. Schnitte durch den linken Renoperikardialkanal. 300 : 1.

### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Allgemeine Uebersicht der Organisation von <i>H. tuberculata</i> . . . . .	247
Nähere Beschreibung der Körperwand u. s. w. . . . .	250
II. Lebensweise und Stammesgeschichte von <i>Haliotis</i> . . .	253
III. Darmkanal von <i>H. tuberculata</i> . . . . .	261
A. Munddarm, Zungenapparat u. s. w. . . . .	261
B. Der Schlund . . . . .	272
C. Der Magen und das spirilige Coecum . . . . .	274
Die große sog. Verdauungsdrüse . . . . .	275
D. Der Dünndarm . . . . .	279
IV. Das Nervensystem und die Sinnesorgane . . . . .	279
A. Das Nervensystem . . . . .	279
B. Die Sinnesorgane . . . . .	288
V. Cirkulations- und Respirationsorgane . . . . .	292
Der Blutkreislauf . . . . .	293
Die Wandungen der Blutbahnen . . . . .	296
Beiträge zur Stammesgeschichte des Systems . . . . .	298
Die Atmungsorgane und die Branchialhöhle . . . . .	304
VI. Das Cölom und die verwandten Organe . . . . .	307
Die Torsionsvorgänge . . . . .	307
Das Perikard . . . . .	307
Die rechte Niere . . . . .	308
Die Geschlechtsdrüse . . . . .	310
Die linke Niere . . . . .	311

# **Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunikaten.**

## **Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems im allgemeinen.**

Von

**Miguel Fernandez.**

Hierzu Tafel XV—XVIII und 12 Figuren im Text.

Die folgenden Darlegungen beziehen sich ausschließlich auf mikroskopisch-anatomische und histologische Verhältnisse, während auf die Form des Herzens und auf den Verlauf der Gefäße nicht eingegangen werden soll. — Die notwendigen Literaturübersichten sollen — wo es sich als notwendig erweist — vor den einzelnen Abschnitten gegeben werden; eine ausführliche historische Einleitung glaube ich um so eher fortlassen zu können, als HEINE (1903) ziemlich eingehend die vorliegenden Schriften bespricht.

### **Technisches.**

Ein zweimaliger Aufenthalt (März und April 1903; Dezember 1903 und Januar 1904) an dem Laboratoire Russe de Zoologie in Villefranche erlaubte mir — wensschon ich eigentlich in erster Linie andere Ziele im Auge hatte — an lebenden Salpen, vor allem an *S. bicaudata* und *S. africana maxima*, die im Winter und im ersten Frühling massenhaft in Villefranche vorkommen, mehrere Beobachtungen zu machen, sowie reichlich Material selbst zu konservieren. Für die freundliche Ueberlassung des Arbeitsplatzes möchte ich der Direktion der Station und Herrn Dr. DAVIDOFF speziell noch für manchen Ratschlag und manche Anregung meinen besten Dank aussprechen. — In Zürich hatte ich auch Gelegenheit, einige Cionen und Clavelinen lebend zu untersuchen.

Als Fixiermittel wurden für die Salpen Chromessigsäure und FLEMMINGSches Gemisch mit gutem Erfolg angewandt. Die Ascidien wurden fast durchwegs von der zoologischen Station zu Neapel bezogen und waren meist in Sublimatgemischen konserviert.

Bei *Ascidia cristata*, *Asc. fumigata*, *Clavelina* und *Styela* verfügte ich auch noch über in Chromessigsäure konserviertes Material.

Schon von VAN BENEDEN et JULIN (1887) wurde mit Recht betont, daß sowohl die Schnittmethode als auch die Methode der Ausbreitungspräparate zum Studium der Histologie des Tunikatenherzens herangezogen werden müsse. Ich möchte hinzufügen, daß sogar letztere viel notwendiger als erstere ist.

Da bei Schnitten die dünne Muskelfibrille des Herzens leicht reißt und daher bei Weiterbehandlung stellenweise gern abschwimmt, so wurde dieser Uebelstand durch Anwendung der Doppeleinbettung mit Cedernholzöl nach JORDAN (1900) umgangen. Diese Methode gestattet Serienschnitte bis zu  $5\ \mu$  herab anzufertigen, und scheint immer dann empfohlen werden zu dürfen, wenn etwaige kleinere Falten im Präparate, die sich nur schwer umgehen lassen, nicht stören. — Auch die gewöhnliche Paraffineinbettung mit Aufkleben der Schnitte mit MAYERSchem Eiweißglycerin und nachherigem Ueberziehen mit einem möglichst feinen Häutchen von Photoxylin (Lösung in Alkohol 100 Proz.) hat unter Umständen gute Dienste geleistet, so zur Untersuchung der Gefäße und der Placenta. Das Häutchen darf so dünn sein, daß an demselben beim Trocknen die „Farben dünner Blättchen“ auftreten. Gefärbt wurde — für allgemeine Zwecke — mit Eisenhämatoxylin mit oder ohne Erythrosinnachfärbung; diese Methode gibt wohl sicher unübertroffen scharfe Bilder; doch wurde speziell für den Nachweis der Mitosen auch noch stets Safranin mit Differenzierung in Alkohol 100 Proz. mit einigen Tropfen Salzsäure benutzt.

Die Ausbreitungspräparate des Herzens wurden ebenfalls meistens mit Eisenhämatoxylin gefärbt; daneben wurde, speziell für die Muskelstruktur, auch die Vor- und Nachvergoldung nach APÁTHY und für den Zellgrenzennachweis die von SEELIGER auch am konservierten Objekt gerühmte Methylenblaumethode angewandt. Doch will mir scheinen, als leiste das Eisenhämatoxylin auch in dieser Beziehung eher mehr als das Methylenblau. Bei der Eisenfärbung müssen aber die Membranen vorher unbedingt möglichst ausgebreitet werden, da, falls sie aneinander haften, leicht Flecken entstehen, besonders durch ungleichmäßiges Ausziehen. Die Dauer der Einwirkung der Beize wie des Farbstoffes kann stark verkürzt werden, bis zu einer halben Stunde. Die Ausbreitungspräparate wurden, wegen der geringeren Brechbarkeit dieses Mediums, stets in Glycerin eingeschlossen. Die

Eisenfärbung hält sich darin, besonders wenn keine Nachfärbung angewandt wird, was für feine Strukturen wohl das Vorteilhaftere ist, seit 18 Monaten unverändert; das Methylenblau wird hingegen etwas ausgezogen und dadurch unscharf. Da Ausbreitungspräparate nur von größeren Formen herzustellen sind, sie sich im Laufe der Untersuchung aber für die hier verfolgten Zwecke unerlässlich zeigten, wurde auf Untersuchung der kleinen Salpen und der Synascidien von vornherein verzichtet.

Nachdem die ältere Ansicht, wie sie noch von HELLER (74/75) und ROULE (1884) vertreten wurde, daß nämlich das Herz nur eine besonders differenzierte Strecke des ventralen Gefäßstammes sei, als endgültig aufgegeben gelten dürfte, kann man wohl als sicher annehmen, daß das Blutgefäßsystem der Tunikaten aus zwei bisher wohl nicht voneinander ableitbaren Bestandteilen aufgebaut ist, einem propulsatorischen, der Perikardblase, und einem leitenden, den Gefäßen, eine Anschauung, die auch neuestens von LANG (1902/3, These 76) vertreten wird.

### Die Perikardblase.

Die Perikardblase stellt bei sämtlichen Tunikaten (mit Ausnahme einer Oikopleura (O. Vanhoeffeni, bei welcher nach SALENSKY (1903) noch ein sogenanntes Procardium [VAN BENEDEN et JULIN] besteht) einen allseitig geschlossenen Sack dar, welcher ventral vom Darms liegt und dessen dem letzteren während der Entwicklung zugekehrte Seite der Länge nach rinnenartig eingestülpt wird. Beim erwachsenen Tier sind die Ränder der Rinne meist bis zur Berührung genähert; der schmale Spalt, welcher übrig bleibt, wird von dem allgemeinen Körperbindegewebe vollständig ausgefüllt, bis auf je eine am vorderen und am hinteren Ende der Rinne freibleibende Öffnung.

Die eingestülpte Partie der Perikardblase bildet die Herzwand (vgl. Textfig. 1 u. 2), die nicht eingestülpte Wand des Sackes dagegen das Perikard; die Höhle in der Rinne ist der Herzhohlraum; das zwischen den beiden Umschlagsstellen der Herzwand und des Perikards liegende Bindegewebe wird Herzraphe genannt. An der vorderen und hinteren Öffnung der Rinne, den beiden Herzostien, setzt sich die Gefäßwand an die Herzwand an. Auf das Verhältnis ersterer zu einer im Herzininneren vorhandenen weiteren Schicht („Endokard“ der Autoren bei Salpen; „membrane

anhyste“, oder „Basalmembran“ der Ascidien; unsere „innere Bindegewebeschart“ kann erst im Laufe der Darstellung eingegangen werden.

Nach dieser kurzen Orientierung soll mit der Darstellung der Mikrostruktur begonnen werden.

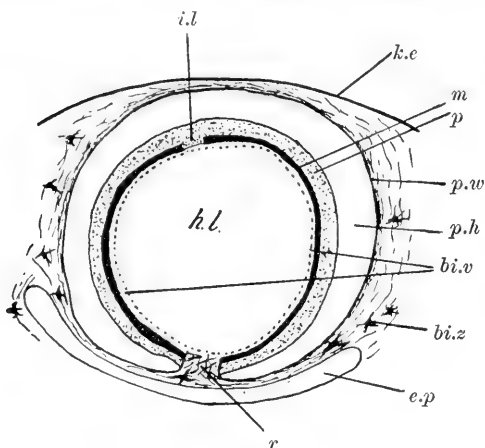


Fig. 1.

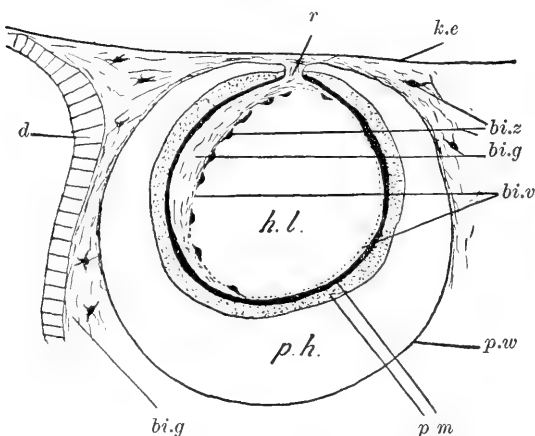


Fig. 2.

Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch das Herz einer großen Ascidie. *e.p* Epikard, *m* Muskelfibrillenschicht, *p* Plasmaschicht der Zellen der Herzwand, *bi.v* nicht zellenführende innere Bindegewebsmembran.

Uebrigere Bezeichnungen siehe „Buchstabenerklärung“.

Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch das Herz einer großen Salpe. *d* Darm, *m* Muskelfibrillenschicht, *p* Plasmaschicht der Zellen der Herzwand. Uebrigere Bezeichnungen siehe „Buchstabenerklärung“. Der nicht zellenführende dünne

Saum des inneren Bindegewebes durch punktierte Linie angegeben. Die spezielle Lagerung des inneren Bindegewebes bei *S. pinnata* siehe Textfig. 3 u. 10.

## I. Das Perikard.

### Salpen.

Wie alle modernen Untersucher der Histologie des Perikards, LAHILLE (1890), SCHULTZE (1901), HEINE (1903) fanden, besteht das Perikard aus flachen, polygonalen, geradezu ein typisches



Plattenepithel darstellenden Zellen (Fig. 1 u. 2). Diese Zelllage wird außen, d. h. an der der Perikardhöhle abgewandten Seite, direkt von gallertigem Körperbindegewebe umgeben, welches sich in den ihr zunächst liegenden Schichten zu einer Lamelle, einer Art „Grenzmembran“ verdickt. Diese Membran, die also nichts Selbständiges, sondern eine bloße Verdichtung des Bindegewebes darstellt, umgibt das Perikard als ein kontinuierlicher Ueberzug, welcher aber an manchen Stellen deutlicher erscheint; besonders an jenen, wo eines der vielen Blutgefäße sich dem Perikard nähert, tritt dadurch, daß die Fasern des umgebenden Bindegewebes auf noch kleineren Raum zusammengedrängt werden oder, wenn der Ausdruck erlaubt ist, daß die Grenzmembranen des Perikards und diejenige des Gefäßes sich addieren (Fig. 1) eine diese Membranbildungen charakterisierende bei Eisenhämatoxylin-Erythrosinfärbung leuchtend rote Linie, besonders deutlich hervor.

*S. africana-maxima* sol. Die Zellgrenzen der einzelnen Perikardialzellen erscheinen sowohl nach Goldimprägnation als auch nach Methylenblau und Eisenhämatoxylin als scharfe schwarze, meist etwas zackige oder wellige Linien. Man erkennt durch sie leicht, daß die Zellform sehr wechselt, wenschon im allgemeinen 5- bis 7-eckige nach beiden Raumrichtungen ungefähr gleich stark ausgedehnte Zellen überwiegen. Abweichend geformte Perikardzellen treten regelmäßig an den der Umschlagstelle in die Herzwand zunächst liegenden Zonen auf, an denen sich der Uebergang des flachen Plattenepithels in das Muskelepithel vollziehen muß. Auch sonst kommen noch Aenderungen der Zellform, lokale Verdickungen des Epithels und Aehnliches vor. — SEELIGER hat auf ähnliche Erscheinungen bei den Ascidien, speziell *Ciona*, aufmerksam gemacht und glaubt, daß vielleicht die Kontraktionszustände der Herz- und möglicherweise auch der Leibesmuskulatur für das verschiedene Aussehen der Perikardialwand auch von einigem Einfluß seien.

Auf die Grenze folgt ein heller Saum (Fig. 3a) und auf diesen ein ziemlich breites Band, welches alle oben genannten Farbstoffe und auch Plasmafärbungen gierig aufnimmt und eine sehr feine Körnelung zeigt. Diese dunkle Zone ist nicht immer ringförmig, sondern häufig nur an zwei gegenüberliegenden Zellenden entwickelt; an solchen Stellen grenzt das helle Zentrum direkt an die äußere helle Zone (Fig. 2). Innen an dem dunklen Bande liegt die soeben erwähnte innerste, grobretikuläre oder grobkörnige Zone. In dieser inneren hellen Schicht findet sich der meist rund-

lich-ovale, seltener länglich-wurstförmige Kern; derselbe ist meist nicht zentral gelagert, sondern häufig ganz seitlich in einer Ausbuchtung der zweiten dunklen Schicht, dann jedoch immer von einem dünnen hellen Belag umsäumt. Mit HEINE (1903) habe ich bei *S. afric.-maxima*, *S. pinnata* und *S. bicaudata* niemals sichelförmige oder ringförmige Kerne konstatieren können.

Welche Bedeutung kommt nun den drei oben genannten Schichten zu? Der Unterschied zwischen den beiden inneren scheint, trotzdem er mit allen oben genannten Färbemitteln vollkommen deutlich hervortritt, den bisherigen Beobachtern entgangen zu sein. Die äußere helle Zone wurde von LAHILLE auf Grund von negativen Silberimprägnationen als Cuticula bezeichnet, während HEINE sie durch das Zurückziehen des Protoplasmas von der Zellgrenze beim Konservieren entstanden erklärt. Ich selbst sah an gewissen Flächenpräparaten ganze Komplexe von Zellen, in denen das Protoplasma völlig fehlte, während die Zellgrenzen noch so deutlich waren wie gewöhnlich. Dies würde wohl für die kutikuläre Natur der äußersten hellen Schicht sprechen; allein HEINE sah — und ich kann dies bestätigen (Fig. 2) — daß die retikuläre dunkle Schicht Plasmabrücken an die Grenze schickt (Fig. 2, 3a, 3b). Dies wäre wiederum bei Kutikularisierung unerklärbar und spricht vielmehr für das Schrumpfen des Plasmas. Diese „Zellbrücken“ sah ich oft sogar so stark ausgebildet, daß sie ein förmliches Netzwerk bildeten und die eigentliche Zellgrenze nicht mehr deutlich erkennen ließen. An den Linien, längs welchen ein Flächenpräparat abgeschnitten wurde, sieht man häufig, wie ein Teil der inneren dunklen Masse einer Zelle über die darunter liegende Bindegewebsmembran vorragt, in welchem Falle man sich davon überzeugen kann, daß um die dunkle Zone herum keine weiteren Bestandteile folgen. Hierdurch ist wohl die Ansicht, daß es sich um eine Kutikularisierung handeln könnte, widerlegt. Das Stehenbleiben der Zellgrenzen, wenn auch das ganze Protoplasma aus der Zelle „herausgefallen“ ist (Fig. 2), erklärt sich einfach dadurch, daß die Kittsubstanz (über deren Natur hier nichts ausgesagt werden soll), sowie etwaige ihr anliegende Plasmareste fester an der darunter liegenden Bindegewebsmembran haften als die übrigen Bestandteile. Ebenso war in einigen solchen Fällen der Kern mitten in der leeren Zelle kleben geblieben (Fig. 2).

Schwieriger ist es, über die inneren Schichten etwas auszusagen; das zentrale, hellere Plasma muß jedenfalls von anderer Konsistenz sein als das herumliegende dunklere, denn wie dieses

gegen die Zellgrenze hin feine Plasmafäden aussendet, so kann man auf günstigen Präparaten sehen, wie das innere Plasma sich vom äußeren zurückgezogen hat, und nur durch feine Fortsätze mit ihm zusammenhängt; dies deutet zunächst auf verschiedene Eindringungsgeschwindigkeit des Fixiermittels. Ob es nun etwa ein Sekret ist, welches in der äußeren dunklen Schicht die Farbe so stark bindet, konnte nicht ermittelt werden; jedenfalls ergaben sowohl Muchhämatein wie auch polychromes Methylenblau keine charakteristischen Farbdifferenzen.

Die Perikardialzellen fahren fort, sich immer noch durch mitotische Teilung zu vermehren, wenn bei den Zellen des Muskel-epithels der eigentlichen Herzwand nicht nur die mitotische, sondern die Kernvermehrung überhaupt (dies letztere gilt wenigstens für *S. africana-maxima*) schon längst aufgehört hat. (Auch bei vollkommen erwachsenen Tieren konnten immer noch Mitosen im Perikard nachgewiesen werden.) Sehr häufig enthält der Kern 2 Nukleolen, in anderen Fällen sind 2 Kerne in einer Zelle von gewöhnlicher Größe vorhanden, die unter solchen Umständen durch einen dunklen Plasmastreifen getrennt sein können; verhältnismäßig oft kommen Riesenzellen vor mit der doppelten Plasmamenge, wie die gewöhnlichen und mit 2 Kernen; selten sieht man auch ebenso große Riesenzellen mit nur einem Kern. Da die Kerne der einkernigen Riesenzellen kaum größer sind als die der gewöhnlichen, so scheinen sie nicht durch Zellfusion, sondern durch Plasmawachstum zu entstehen, die zweikernigen Riesenzellen wahrscheinlich durch darauffolgende Kern- und unterbliebene Plasmateilung. Immerhin müssen auch Vereinigungen der Plasmaleiber ohne Kernverschmelzung eintreten können, denn ich sah einmal bei *S. africana-max. greg.* 3 Zellen, welche noch deutlich in ihrer Form und Plasmaschichtung sich als Individuen verhielten, zwischen denen aber die Grenzen verschwunden und durch Plasma ersetzt waren, das aber durch ein ~~z~~weichendes, faseriges Aussehen noch deutlich auf das ehemalige Vorhandensein der Grenzen hinwies.

Das Perikard von *S. bicaudata* weicht in keinem irgendwie wesentlichen Punkte von dem der *S. maxima* ab.

*S. pinnata*: Bei einem 27 mm langen Embryo (FLEMMING-sches Gemisch) waren die Perikardialzellen, auch was die Schichtung anbetrifft, genau gebildet wie bei *S. maxima*; nur daß die innere helle Schicht noch deutlichere Plasmafortsätze gegen die dunkle hin sandte; Kern immer in der hellen Schicht, was besonders deut-

lich bei den Mitosen feststellbar. Kernform: bläschenförmig rundlich, selten länglich, genau wie bei *S. maxima*.

Bei den Kettentieren, deren einem dieser Embryo entnommen war (65 mm lang), wie bei Kettentieren von 45 mm Länge (erstere in FLEMMINGS Gemisch, letztere in Chromessigsäure No. 1) war die feinere Struktur der Perikardialzellen eine etwas andere. Die dunkle Schicht nämlich war außerordentlich stark ausgebuchtet; auch hatten sich von ihr dunkle Körner abgelöst, welche durch feine Fortsätze mit ihr und mit der inneren hellen Schicht verbunden waren (Fig. 3b). Auch sonst waren die Plasmafortsätze von der hellen Zone gegen die dunkle, sowie von dieser gegen die Zellgrenze sehr deutlich ausgesprochen. Kerne wie bei *S. maxima*, eher länglicher; keine Sichel- oder Ringkerne.

*S. fusiformis*: Schichtung und Zellform wie bei *S. maxima*. Kerne stets in der hellen Zone. Die Kernform insofern abweichend, als neben den gewöhnlichen Kernen nicht nur wurstförmige, sondern auch solche vorkommen, welche bereits die typische Form der von GROBBEN (1882) für das Perikard von *Doliolum* angegebenen Sichelkerne besitzen (Fig. 3c). Hingegen sah ich niemals eigentliche Ringkerne oder auch nur solche, welche mehr als einen Halbkreis beschrieben hätten. Bei der Seltenheit derselben im Atemhöhlenepithel (BALLOWITZ, 1898, gibt als Verhältnis der gewöhnlichen Kerne zu den Ringkernen 100:1 oder höchstens 50:1 an), soll natürlich hiermit ihr Vorkommen auch im Perikard nicht etwa als unmöglich bezeichnet werden.

#### Ascidien.

Das Perikard der großen Monascidien, besonders dasjenige der *Ciona*, färbte sich im allgemeinen schlechter als das der Salpen. Für die *Ciona* kann ich daher nur die Befunde HEINES bestätigen. Bessere Färbung erzielte ich dagegen bei *Cynthia pap.* und *Asc. fumigata*.

Bei *Cynthia* scheint die Zellgröße viel weniger zu schwanken als bei den Salpen; die Zellen sind im übrigen genau so polygonal wie dort (Fig. 4). Eine eigentliche innere helle Zone konnte ich nicht unterscheiden. In der äußeren hellen Zone, sowie in hellen Vakuolen der dunklen Schicht, sah ich häufig Körnchen, welche mit denen der *Asc. fumigata* im allgemeinen Verhalten übereinstimmen, nur feiner waren.

Kerne stets kugelförmig, sehr hell und groß. Diese runden Kerne scheinen für das Perikard der Monascidien charakteristisch.

Bei *Ascidia fumigata* waren die drei Schichten durchaus deutlich, doch konnten in der äußeren keine Fortsätze unterschieden werden. Die dunkle Schicht war sehr homogen, und von ihr aus schien in die innere ein Maschenwerk zu gehen, bestehend aus breiten Plasmasträngen. In den Maschen dieses Netzes sah ich, und zwar immer nur in der hellen Substanz, kleine, nicht immer runde, sondern oft unregelmäßig geformte Körnchen resp. aus solchen bestehende Knollen, welche stark lichtbrechend waren (Fig. 4), häufig lagen derartige Körnchen auch in der dunklen Zone, waren aber dann stets kapselartig von einem hellen Ring umgeben. Die Körnchen nahmen keine Farbe an und behielten ihren grüngelben Ton und ihr hohes Lichtbrechungsvermögen stets bei.

Später fand ich ganz ähnliche Körner im Plasma der Muskellage derselben Form und auch im Herzen und Perikard der *Cynthia*. Da ich sie bei Sublimat- sowie auch bei Chromessigsäurefixierung beobachtete, scheint mir ein Kunstprodukt ausgeschlossen. Ob dagegen diese Gebilde etwa mit den grüngelben Blutkörperchen, wie sie bei vielen Ascidien, ganz besonders aber bei *Ascidia fumigata*, massenhaft vorhanden sind, zusammenhängen, oder ob ihnen irgend eine andere Bedeutung zukommt, ist durchaus dunkel.

## II. Das Herz.

Die eigentliche Herzwand aller Tunikaten wird, wie bereits oben erwähnt, durch den eingestülpten Teil der Perikardblasenwand gebildet. Die Linie, längs welcher die Einstülpung erfolgte, liegt bei allen Ascidien stets auf der dem Darm zugewandten, bei den erwachsenen Salpen dagegen auf der dem Darm abgewandten, also ventralen Seite. Doch haben alle Untersucher der Embryonalentwicklung der Salpen, die sich mit dieser Frage beschäftigten, übereinstimmend festgestellt, daß diese Einstülpung ursprünglich an der der Darmwand zugekehrten Seite auftritt. Da bei den Appendicularien der die Muskelfibrillen führende Teil des Perikards (resp. Prokards bei *Oikopleura Vanhoeffeni*) ebenfalls dem Darm zugekehrt ist, so darf man wohl sicher sagen, daß die abviscerale Lage der Umschlagslinien als ein Neuerwerb der Salpen zu bezeichnen ist. Der Spalt zwischen den beiden Umschlagslinien wird durch das Körperbindegewebe geschlossen, welches die „Herzraphe“ bildet.

Die Herzwand selbst besteht bei allen Salpen und Ascidien aus einem einschichtigen Epithel, an welchem an der dem Lumen

zugekehrten Seite kontraktile quergestreifte Muskelemente differenziert sind. (Ueber die weitere Schicht, die lumenwärts von den Muskelementen liegt, siehe nächsten Abschnitt.) Auf Schnitten zeigen sich nun, wie bereits VAN BENEDEN und JULIN für *Clavelina*, *Corella parallelogramma* und *Salpa pinnata* anführen, keine irgendwie wesentlichen Unterschiede zwischen den Ascidien und den Salpen. Trotzdem aber bestehen nicht nur sehr typische Differenzen zwischen den beiden Klassen, sondern auch zwischen den Gattungen, oft sogar zwischen den Species; nur sind diese Abweichungen einzig auf Ausbreitungspräparaten wahrnehmbar.

### Salpen.

*S. africana-maxima solitaria*. Die Herzwand besteht, wie auch HEINE (1903) angibt, aus kurz-spindelförmigen Zellen, welche mit ihrer Längsachse quer zu derjenigen des Herzens verlaufen; und zwar ordnen sich dieselben derart an, daß die Spitze einer Spindel zwischen die zweier anderer sich einschiebt, so daß nirgends ein kompliziertes Gefüge der Zellen sich ergibt. Ihre Längsachsen liegen vielmehr alle zueinander parallel, soweit sie nicht durch die Kontraktionen temporär in andere Richtungen gedrängt werden. Auch zwischengeschaltete Gebilde, welche eine bestimmte Zerlegung der sich bei der Kontraktion der Fibrillen ergebenden Kräfte hervorrufen könnten, kommen nicht vor; von der linken Umschlagslinie an, dem ganzen Herzumfange entlang bis zur rechten Umschlagslinie, folgt nur eine gleichgebaute Zelle der anderen; höchstens erscheinen die den Umschlagslinien direkt anliegenden Zellen etwas verkürzt und unregelmäßiger.

Bevor ich in der Darstellung weitergehe, scheint es mir nützlich zu sein, die für die Bestandteile der Muskulatur gebräuchlichen Termini speziell für die Herzmuskulatur der Tunikaten zu präzisieren. Es besteht hier gerade eine außerordentliche Verwirrung, besonders in Bezug auf den Begriff „Fibrille“; behauptet doch HEINE (1903) z. B., daß die Fibrillen aus 2 Lamellen zusammengesetzt seien!

Die gesamte Zelle, welche kontraktile Substanz ausscheidet, samt der in ihr enthaltenen kontraktilen Substanz, heißt „Faser“. Das feinste, diese kontraktile Substanz zusammensetzende Element heißt „Fibrille“; dieselbe ist also ihrer Definition nach nicht weiter in (histologische) Längselemente, die noch die Natur der kontraktilen Substanz besäßen, zerlegbar; sie wird auch wahrscheinlich im allgemeinen mit unseren Instrumenten nicht nachweisbar

sein: alles, was wir zu sehen bekommen, sind „Fibrillenbündel“. Der Begriff des Fibrillenbündels („Muskelsäulchen“ KÖLLIKER) ist also ein Sammelbegriff; ein solches Bündel kann bald mehr, bald weniger Fibrillen enthalten; auch können z. B. Bündel erster Ordnung zu solchen zweiter Ordnung zusammentreten. Bei den Salpen nun sieht man in der normalen Faser deutlich gegeneinander abgesetzte Fibrillenbündel von ziemlicher Dicke, welche einander parallel verlaufen. Gerade diese speziellen Fibrillenbündel einerseits, sowie die gesamten Fibrillenmassen je einer Faser bei den Ascidien andererseits, wurden von den Autoren fälschlicherweise als „Fibrillen“ bezeichnet.

Die Fibrillen, also auch die Bündel, verlaufen nun in den Zellen der Länge nach, und zwar derart, daß sie das Protoplasma kahnartig umgeben; gegen die Perikardialseite zu hat also das Sarkoplasma eine freie Oberfläche. Es kommt dagegen hier nicht zur Bildung zweier deutlich voneinander geschiedenen Schichten, einer inneren fibrillären und einer äußeren protoplasmatischen, wie das bei den großen Monascidien der Fall ist. Wenn schon, wie dies seit VAN BENEDEN und JULIN bekannt ist, die Fibrillenbündellage nur einschichtig ist, so dringen doch, eben wegen der kahnartigen Anordnung, die äußersten Bündel jeder Faser tiefer in die Plasmaschicht ein als die mittleren. Die Bündel liegen in der Faser dicht nebeneinander, so daß sie nicht immer leicht unterscheidbar sind; in allen Bündeln einer Zelle finden sich gewöhnlich die dunklen und hellen Streifen auf ungefähr der gleichen Höhe (HEINE), doch ist dies keineswegs immer der Fall; häufig sind in zwei benachbarten Säulchen — vielleicht infolge ungleicher Kontraktion — die Querstreifen auf verschiedenem Niveau; wodurch eine Art „treppenförmiger Schrägstreifung“ hervorgerufen werden kann. In diesem Falle sind denn auch die einzelnen Bündel besonders leicht gegeneinander abgrenzbar. — Jede Faser stellt mit den in ihr enthaltenen Fibrillenbündeln ein wohl abgeschlossenes und wohl unterscheidbares Ganzes dar; da die Fibrillen nicht hart an der Peripherie abgesondert werden, sondern stets noch von einem feinen Plasmamantel umgeben sind, erscheinen die Zellen auf Ausbreitungspräparaten von einem hellen Saum umgeben. Außerhalb dieses Saumes erst folgt die bei Eisenhämatoxylin oder nach Goldbehandlung stets sehr deutlich als feine, etwas wellige Linie hervortretende Zellgrenze. Diese scharfe Individualisierung der gesamten Faser, welche es ermöglicht, zu jeder Zelle resp. zu deren Kernen die zugehörigen Muskelfibrillenbündel auf-

zufinden, bildet, wie mir scheint, einen der charakteristischsten Unterschiede der Herzwand der Salpen gegenüber derjenigen der Ascidien.

Die Kernverhältnisse des plasmatischen Teiles der Fasern bedürfen noch einer besonderen Besprechung.

Ueber die Kerne, deren Anzahl bei dieser Species übrigens von HEINE richtig auf 1--2 angegeben wurde, waren bei den anderen Arten nur sehr vage Angaben (z. B. „einer oder mehrere“) vorhanden. Im folgenden soll nun versucht werden, auf Grund exakter Kernzählungen in den einzelnen Fasern einen Anhaltspunkt für die Höhe der Differenzierung der betreffenden Herzmuskulatur zu gewinnen. Wegen der an der Raphe häufigen Deformationen (siehe besonders *S. pinnata*), die durch den Uebergang der Muskelfasern in die polygonalen Perikardialzellen bedingt werden, sollten diese Zählungen immer möglichst weit von derselben entfernt vorgenommen werden. — Für die *S. africana-maxima* solit. ergab sich folgendes.

Gezählte Fälle: 50.

Mit 1 Kern: 14 (davon 2 auf wenig vorgerücktem Hantelstadium der amitotischen Teilung).

Mit 2 Kernen: 36 (hiervon 3, die noch nicht eigentlich zweikernig waren, sondern sich auf weit vorgerücktem Hantelstadium befanden).

In einem einzigen Falle, der aber nicht unter diese Zählreihe fällt, konnte ich 3 Kerne konstatieren.

Aus den unter den 50 Fällen beobachteten 2 wenig und 3 stark vorgerückten Hantelstadien folgt, daß die Zweizahl der Kerne durch Teilung und nicht durch Zellverschmelzung zu stande kommt. Wenssichon Mitosen in den untersuchten großen Tieren nicht konstatiert werden konnten, ist doch im Hinblick auf die Ergebnisse bei *S. pinnata* fraglich, ob nicht ein Teil der Fasern schon auf Jugendstadien durch mitotische Teilung 2 Kerne erhält. Jedenfalls geht aber aus der großen Ueberszahl der Fälle mit 2 Kernen hervor, daß für die völlig ausgebildete normale Faser der *S. africana-maxima* solit. die Zweizahl der Kerne charakteristisch ist.

*S. africana-maxima* greg. Es mag ein gewisses Interesse bieten, zu konstatieren, daß der mikroskopische Bau des Herzens der Kettenform in keinem mir zu Bewußtsein gekommenen Punkte von dem der Solitärform abweicht. Auch die Kernzahlen der Fasern sind genau dieselben:



Unter 50 Fällen waren:

Fasern mit 1 Kern	11
Fasern mit 2 Kernen	39
3 Kerne in keinem Falle.	

*S. bicaudata* greg. Das Myokard dieser Species wurde von LAHILLE (1890) und HEINE (1903) bereits beschrieben, und letzterer gibt auch sehr richtig an, daß dasselbe aus außerordentlich langen und sehr schmalen Zellgruppen bestehe, deren jede stets mit mehreren Kernen versehen ist; doch scheinen mir die von beiden Autoren gegebenen Abbildungen kaum die Eigenart der Faser genügend hervortreten zu lassen. Die Fasern zeichnen sich dadurch aus, daß eine viel schärfere Trennung der fibrillären und der Plasmaschicht vorhanden ist als bei *S. maxima*, wenn schon auch hier die kahnförmige Umgrenzung der Hauptplasmamenge durch die Fibrillenbündel nicht aufgegeben ist. Dagegen ist das Plasmahäutchen, welches die Fibrillenschicht lumenwärts und auch seitlich überkleidet, viel weniger mächtig als bei voriger Species oder gar bei *S. pinnata*; da auch innerhalb der Fasern die Einzelbündel sehr dicht nebeneinander liegen, so daß sie sich nicht allzudeutlich voneinander abheben, bekommt man bei Einstellung auf die Fibrillenlage breite, enggedrängte Fibrillenbündel sekundärer Art zu sehen, die also die Gesamtmasse der Fibrillen je einer Faser darstellen, zwischen welchen feine schwarze Zellgrenzen bemerkbar werden (Fig. 7). Dreht man bei etwa 1000-facher Vergrößerung das Mikrometer nur um etwa 5  $\mu$ , so sind die Fibrillen total verschwunden, und man sieht nur noch die Plasmamasse, in der die einzelnen Zellen sich sehr deutlich als schwarz begrenzte Bänder mit vielen Kernen darstellen (Fig. 10).

Die Fasern verlaufen, wie bei allen Salpen, streng quer zur Längsachse des Herzens; ihre stets deutlich erkennbaren Enden sind entweder schräg abgeschnitten, oder sie laufen in einer breiteren oder längeren Spitze aus, sind also dann, streng genommen, noch spindelförmig. Niemals sah ich, wenigstens an den langen (normalen) Fasern, aufgespaltene Enden oder ähnliche Komplikationen; trotz der Länge der Faser scheint also die Salpe noch keiner spezifischen Einrichtungen für die Regelung der Richtung der Kontraktionswellen zu bedürfen.

Was die Kerne anbetrifft, so liegen sie bald mehr gruppenweise, bald mehr einzeln und regelmäßig verteilt in der Plasmaschicht. Sie sind ziemlich groß im Verhältnis zur Faserbreite, verhalten sich also in dieser Hinsicht wie bei *S. maxima*. Ueber

ihre Anzahl in den Fasern ergaben Zählungen an 20 der letzteren folgende Werte: 13—15—15—11—17—14—8—19—16—15—16—22—16—15—15—15—16—8—14—15 =  $295 : 20 = 14,75$  im Mittel.

Man sieht, daß auch bei dieser Species die Anzahl der Kerne in der Faser innerhalb nicht allzu weiter Grenzen schwankt, und daß zwischen 10 und 20 variierende Kernzahlen wohl als charakteristisch für die „normale“ ausgewachsene Faser dieser Art gelten können.

Der Ausdruck „normale“ Faser soll besagen, daß dieselbe sich möglichst entfernt von der Raphe finden soll, da an beiden Seiten der letzteren sich eine, im übrigen nicht scharf abgrenzbare Zone findet, in welcher die Fasern kurz sind und an der Raphe auch unregelmäßige Formen annehmen. Diese kurzen Fasern will ich als „Schaltfasern“ bezeichnen. Vielleicht sind sie für das Zustandekommen regelmäßiger Kontraktionen bedeutungsvoll; ich will auf die „Schaltfasern“ erst bei der *S. pinnata*, wo die Verhältnisse sich schärfer ausgeprägt zeigen, näher eingehen.

Auch hier waren sehr häufig alle Stadien der direkten Kernteilung zu konstatieren: langgestreckte Kerne mit 2 Nucleoli; Hantelform, Kerne von halber Größe, Haufen von 3—4 kleineren Kernen, alles in Zellen mit durchaus deutlichen Grenzen. Es scheint mir daher auch hier nicht gewagt, die langen Zellen dieser Species, besonders dann, wenn wir die Befunde bei *S. maxima* mitheranziehen, als durch Kernteilung und Plasmawachstum ohne Plasmateilung entstanden zu erklären.

Neben den Kernen finden sich in der Protoplasmaschicht noch kleine, kernähnliche Gebilde, deren Durchmesser  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$  der normalen Kerngröße beträgt (Fig. 10). Sie enthalten meist einen zentralen Punkt; da es sich aber um Eisenhämatoxylinfärbung handelt und, wie BOVERI in seiner Kritik dieser Färbungsmethode besonders betont, derartige zentrale Punkte leicht Kunstprodukte sein könnten, will ich hierauf kein weiteres Gewicht legen. Trotzdem unter allen anderen Salpenspecies sich auch genau gleich behandelte Exemplare fanden (Chromessig I, Eisenhämatoxylin) fand ich bei keiner einzigen ähnliche Gebilde vor. Diese Bläschen liegen meist in Gruppen von bis zu etwa 10 beieinander, häufig in der Nähe der Kerne, aber auch frei im Plasma, das zwischen ihnen ein Netz bildet. Wie ich sehe, hat RETZIUS (1890) derartige Körnchen, „Sarkosomen“, bei der Muskulatur der verschiedenartigsten Tiere und in allen möglichen Lagen zur kon-

traktilen Substanz der Faser angetroffen. Er hält sie wenigstens einem Teile derjenigen Gebilde, welche KÖLLIKER als „interstitielle Körner“ bezeichnet, für homolog. RETZIUS hält seine Sarkosomen für einen spezifischen und wesentlichen Bestandteil des Protoplasmas der Muskelzellen (Sarkoplasma ROLLET). Auch SCHNEIDER (1902) gibt ganz allgemein die Einlagerung solcher Körner in der Plasmasubstanz der Muskelzellen an. Er nennt diese Körner Myochondren. Jedenfalls haben sie mit den gelbgrünen Körnern, welche ich im Sarkoplasma und im Perikard der *Cynthia* und *Ascidia fumigata* fand, nichts gemein, weil diese auch bei ganz gleicher Behandlung keine Färbung zeigten und sich ja nicht ausschließlich im Sarkoplasma fanden, also für dasselbe auch nicht charakteristisch sein können.

*S. pinnata*. Wie in so vielen anderen Punkten der Organisation weisen beide Formen der *S. pinnata* auch im feineren Bau der Herzwand so eigenartige Verschiedenheiten gegenüber allen anderen hier behandelten Species auf, daß ein Blick auf ein Ausbreitungspräparat genügt, um diese Art zu erkennen. So gibt auch die Abbildung, welche VAN BENEDEN und JULIN von der ausgebreiteten Herzwand geben, schon das Charakteristische der normalen Faser dieser Art vollkommen wieder. Die Zellen sind nämlich noch viel mehr in die Länge gezogen als bei *S. bicaudata*; eine so scharfe Sonderung zwischen innerer fibrillären und äußerer protoplasmatischen Schicht, wie bei *S. bicaudata*, konnte ich nicht bemerken; auch sind die Muskelfibrillenbündel im allgemeinen bedeutend gröber und weit schärfer voneinander abgesetzt als bei jener Species. Höchst charakteristisch ist auch, daß der fibrilläre Teil der Faser bei dieser Art gegen das Herzlumen zu und seitlich von einem viel breiteren Plasmasaum umgeben erscheint als bei irgend einer anderen Art. Auf Flächenpräparaten erscheint daher jedes lange, eine Zelle darstellende Band von einem breiten weißen Saum umgeben; zwischen den Säumen zweier Fasern erst verlaufen die eigentlichen Zellgrenzen als feine schwarze Linien (Fig. 8).

Ein etwa 27 mm langer Embryo, von welchem ich Ausbreitungspräparate herstellen konnte, wies bereits lange Fasern auf; aber die Bündel traten gegenüber der Plasmamenge viel stärker in den Hintergrund, so daß auch zwischen den Einzelbündeln sich breite Plasmaschichten einschoben, wodurch sich eine gewisse Aehnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Clavelina* ergibt.

Zunächst sollen die Kernverhältnisse betrachtet werden. Die

Kerne der Fasern der erwachsenen *S. pinnata* sind sehr verschieden groß; die größten mögen etwa gleich sein denen der *S. maxima*; dann liegen sie allerdings, wie dies VAN BENEDEN und JULIN für die Kerne überhaupt angegeben haben, einzeln und in ziemlich gleichen Abständen. Gewöhnlich aber sind die Kerne viel kleiner, ein Viertel so groß oder weniger als die größten. Sie sind in diesem Falle meist in Gruppen oder doch sehr unregelmäßig angeordnet. Nicht alle Kerne in derselben Faser gehören derselben Größenordnung an; man sieht vielmehr häufig, daß die Kerne an dem einen Ende der Faser groß sind, während sie an anderen Stellen klein bleiben und gruppenweise liegen; hingegen finden sich in dem Teil der Faser mit großen Kernen stets viel weniger Kerne auf die Längeneinheit als in denen mit kleinen. Aus hantelförmigen Stadien beim erwachsenen Tier, kombiniert mit den weiter unten genauer zu erörternden mitotischen Kernteilungen beim jugendlichen Individuum schließe ich, daß die kleinen Gruppen von Kernen aus den großen Einzelkernen durch amitotische Teilungen hervorgehen, welche unregelmäßig in den verschiedenen Faserpartieen auftreten.

Die beiden folgenden Zahlenreihen von Kernen in je 15 „normalen“, möglichst weit von der Raphe weg gelegenen langen Fasern scheinen mir nicht nur als Charakteristikum für die Species wertvoll, sondern vor allem auch deshalb, weil sie, ebenso wie die später mitzuteilende Beobachtung am „Seitenorgan“, zeigen, wie sehr die Organe der bereits Embryonen enthaltenden Tiere noch entwicklungsfähig sind, wie sehr man sich also hüten sollte, eine Salpe, auch wenn sie bereits ziemlich weit vorgerückte Embryonen enthält, als „ausgewachsen“ zu bezeichnen.

Nämlich: Kettensalpe, etwa 65 mm lang; enthaltend Embryo von 27 mm Länge (fast ausgetragen), ergab pro Faser an Kernen: 60—68—60—101—69—102—93—103—69—104—53—46—85—61—77.

Dagegen: Kettensalpe, etwa 45 mm lang; enthaltend Embryo auf etwa Stadium X pin. nach SALENSKY (1883), ergab: 31—30—27—29—27—20—29—30—32—32—32—28—27—25—31.

Wie man sieht, sind die Maximalkernzahlen für die ältere, einen fast ausgetragenen Embryo führende Salpe an dreimal größer als die der anderen, deren Embryo doch schon weit über die Periode der Organanlage hinaus war.

In Bezug auf die Kernverhältnisse bot auch der oben erwähnte 27 mm lange Embryo Interessantes: die Kerne der Fasern waren

im allgemeinen groß und regelmäßig angeordnet, das Chromatingerüst schön klar ausgebildet. Die Unterschiede in der Kerngröße waren sehr gering, kaum bedeutender als bei *S. maxima*. Während nun die Kerne der meisten Fasern in Ruhe waren, befand sich eine Anzahl auf mitotischen Teilungsstadien. Und zwar waren in jeder derartigen Faser dann nicht nur alle Kerne in Teilung, sondern die Teilungsstadien waren für alle Kerne einer Faser sehr genau gleich; z. B.:

Faser mit 4 Kernen: alle auf dem Stadium des lockeren Knäuels und zwar war bei allen die Kernmembran noch in undeutlichen Resten wahrnehmbar.

„ „ 8 „ alle auf dem Stadium der Anaphase, mit weit entfernten Chromatinelementen der Tochterkerne.

„ „ 4 „ alle auf dem Stadium des Muttersterns.

„ „ 2 „ Teilung in jedem fast beendet.

Diese Tatsache kann wohl nur so gedeutet werden, daß die Faser ursprünglich einkernig ist, und daß nun der Rythmus der weiteren Teilungen bei den Descendenten dieses Kernes eine Anzahl von Generationen hindurch derselbe bleibt. Doch sah ich, allerdings nur sehr selten, wie einzelne Kerne in langen, mit sonst ruhenden Kernen ausgestatteten Fasern auf amitotischen Teilungsstadien sich befanden; ob in solchen Fasern auch noch weitere Mitosen auftreten, konnte nicht eruiert werden.

Bei einer *S. pinnata solitaria*, welche dem Zustande des Stolos nach bereits Embryonen abgegeben hatte, zählte ich in einzelnen Fasern um 30 Kerne; bezüglich ihrer Anordnung gilt dasselbe wie für die *S. greg.*; zu genauen Zählungen fehlte die genügende Anzahl unverletzter langer Fasern.

Aus alledem geht nun wohl sicher hervor, daß auch diese längsten Fasern mit über 100 Kernen, wie sie beim erwachsenen Tier vorkommen, von einer ursprünglich nur einkernigen Zelle abzuleiten und nicht etwa durch Zellfusion zu erklären sind; dies um so mehr, als auch bereits bei dem 27 mm langen Embryo stets scharf schwarze Zellgrenzen nachweisbar waren.

Wie schon bei *S. bicaudata* erwähnt, finden sich hier, wie bei *S. pinnata* beim Uebergang der Herzwand in die Perikardialwand, besonders deutlich ausgebildete „Schaltfasern“. Dies sind kurze Zellen von sehr verschiedener Gestalt, welche den Uebergang zwischen den langen „normalen“ Fasern und den polygonalen

Zellen des Perikards vermitteln (Fig. 9). Natürlich treten nicht plötzlich an die langen „normalen“ Fasern diese kleinen deformierten, sondern der Uebergang ist ein ganz allmählicher. So fand ich z. B. an einer zwischen der Raphe und der Zone der oben angegebenen Zählung etwa die Mitte haltenden Stelle folgende Kernzahlen für 10 Fasern der *S. greg.* von 45 mm Länge: 13—19—9—25—13—11—11—4—7—18.

Wie man sieht, sind hier längere und kürzere Fasern gemischt. Die letzten Zellen des Muskelepithels an der Umschlagslinie führen oft nicht mehr in der ganzen Länge ihrer Plasmakörper Fibrillen; auf sie folgen noch eine oder zwei kürzere polygonale Zellen, welche überhaupt keine Fibrillen mehr führen (Fig. 11), und darauf erfolgt die scharfe Umbiegung des Herzens in das Pericardium. Wenn man also von den Perikardialzellen ausgeht und vergleichend Zellform und Kernzahlen im Auge haltend, immer weiter von der Umschlagslinie wegrückt, kann man sich sehr schön an ein und demselben Objekt zurechtlegen, wie etwa die ursprünglich einkernige Perikardzelle zu der später sehr hoch differenzierten Muskelzelle hat werden können.

Dies scheint mir die geeignetste Stelle zu sein, um auf das Verhältnis von Perikard- und Herzwand an den Umschlagslinien etwas näher einzugehen, da *S. pinnata* hierin sehr bemerkenswerte Verhältnisse bietet.

Wie bekannt, geht bei den Ascidien die Herzwand jederseits in die Perikardialwand über. Wie auch neuerdings SEELIGER wieder angibt, verlaufen die Umschlagslinien jederseits ziemlich geradlinig und parallel; der Raum zwischen ihnen wird durch Bindegewebe ausgefüllt. (Nur *Fragaroides aurantiacum*, eine Polyclinide mit sehr langem, hufeisenförmigen Herzen, soll nach MAURICE [1888] längs der ganzen Raphe mit den Gefäßlumina kommunizieren.) Diese von Bindegewebe ausgefüllte Spalte nun ist bei den Monascidien, wie ich mich bei *Cynthia pap.* überzeugt habe, überall ziemlich gleich eng; es kommt hier wohl nie zu einer eigentlichen Berührung beider Umschlagslinien. Auch bei *S. maxima* gilt noch ähnliches: zwar ist hier das Bindegewebe nicht überall gleich mächtig; ich konnte jedoch niemals bemerken, daß die beiden Umschlagslinien sich auch nur berührt hätten. Nicht so bei *S. pinnata*. Hier ist der Spalt sehr verschieden weit. Oft nähern sich die beiden Seiten bis zur Berührung an einem Punkte, um alsbald wieder ziemlich weit auseinander zu weichen und Bindegewebegrundsubstanz, ja sogar Bindegewebszellen zwischen

sich zu fassen (Fig. 11). Aber mehr noch: man sieht sehr häufig, daß die Muskelfasern einer Seite ganz unbekümmert über die Raphe hinwegziehen, in die andere Seite übergehend, ohne daß es zu einem Umschlag käme (Textfig. 3, Fig. 2). Auf Querschnitten sah ich mehrere Male, oft auf 3 und mehr  $5\ \mu$  dicken Schnitten, daß hier die Herzwand der einen Seite kontinuierlich in die der anderen Seite überging, und ebenso das Perikard der einen Seite in das der anderen. Zwischen Herzwand und Perikard war auch an der Stelle wo sonst die Raphe sich findet, ein beträchtlicher freier Raum vorhanden (Textfig. 3). Sähe man einen solchen Schnitt für sich, so würde man annehmen, daß das Herz rings vom Perikard umgeben ist und nicht, daß es eine Falte desselben darstelle. Stellen wir uns aber vor, daß dieses, hier nur an gewissen Stellen vorhandene Verhalten sich weiter auf die ganze Länge der Umschlagsstelle ausdehnen würde, so daß nur noch an den beiden

Ostien ein Uebergang zwischen Herz und Perikard stattfände, so hätten wir das sonst für diese Organe, z. B. bei Wirbeltieren, typische Verhalten.

Bei allen bisher betrachteten Salpenarten fanden sich folgende beiden Anordnungen, welche für die langen Fasern der *S. pinnata* nicht mehr allgemein giltig sind: 1) Liefen alle Fibrillenbündel in einer Faser einander parallel; 2) waren alle Faserenden einfache Einschachtelungen, oder die Fasern stießen mit abgeschrägten Enden aneinander.

Ad 1. Bei *S. pinnata* liegen nun zwischen den gewöhnlichen Fasern plötzlich solche, welche häufig breiter sind als die anderen, und in denen die Bündel nicht mehr parallel zur Faserachse, sondern spiralgig (Fig. 16) und zwar in Spiralen von ganz verschiedener Ganghöhe angeordnet sind; oft laufen die Fibrillen geradezu quer zur Faserachse. Auch Durchflechtungen der Fibrillenbündel innerhalb der Faser kommen vor; häufig weist auch nur ein Teil der Faser diese eigentümliche Anordnung auf; an anderer Stelle ordnen die Fibrillen sich wieder zu Fibrillen-

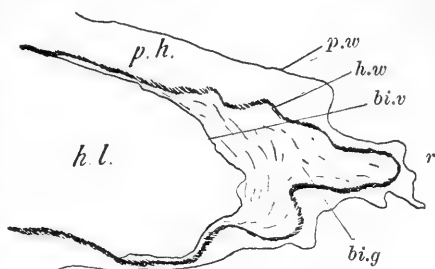


Fig. 3. *S. pinnata*, erwachsen; Teil eines Herzquerschnittes. Seite der Raphe. *r* Gegend der Raphe. Die Zellen der „inneren Bindegewebsschicht“ nicht gezeichnet. 30 : 1.

bündeln, die parallel zur Längsachse verlaufen (Fig. 16). Die Fasern mit spiraliger Anordnung der Fibrillen erscheinen infolge der größeren Zwischenräume zwischen den Fibrillenbündeln heller als die mit parallelem Verlaufe derselben. — Ich traf diese Art Fasern sowohl in kontrahierten als in nicht kontrahierten Herzteilen; in letzteren wiesen die Fibrillenbündel durchaus normale Querstreifungsverhältnisse auf, so daß ich annehmen muß, daß es sich um präformierte und nicht um durch Kontraktion bedingte Erscheinungen handelt. Wichtig für die Natur des Fibrillenbündels scheint mir, daß, wie man sehr häufig sieht, ein solches Bündel sich in mehrere dünnere teilt, und daß diese schief verlaufenden Fibrillenbündel sich dann an andere, ebenfalls quer oder schief verlaufende anschließen, und nun mit diesen gemeinsam weiter ziehen (Fig. 16). Hieraus geht mit aller Sicherheit hervor, daß unsere Muskelfibrillenbündel (Fibrillen der Autoren) noch lange nicht die feinsten Einheiten des Herzmuskels der Salpen sind.

Ad 2. Schon bei der *S. bicaudata* konnte man beobachten, wie, aber nur in der Gegend der Raphe, eine Faser sich spaltet und eine andere teilweise umfaßt. Diese Erscheinung zeigt sich auch an gewissen Fasern der *Clavelina*. Sehr häufig aber findet sie sich für die Fasern der *S. pinnata*. Eine Weiterbildung dieses Verhaltens besteht nun darin, daß eine Faser eine ganze Anzahl anderer gabelähnlich umfaßt. Diese Faser verkürzt sich dann (Fig. 14a) und kann schließlich in Gestalt eines breiten Dreieckes den anderen Fasern aufliegen (Fig. 15a). In einer solchen dreieckigen Faser verlaufen die Fibrillenbündel höchst unregelmäßig (Fig. 14a) oder sich etwa in der Mittellinie kreuzend (Fig. 15a); über ihre besondere Anordnung geben die Figuren 14 und 15 Auskunft. Meist bleibt im Zentrum des Dreiecks eine Stelle frei, in welcher ein Kern liegt. — Es kommt vor, daß aus einem der Fortsätze einer solchen Faser einige feine Fibrillenbündel (Fig. 14\*) austreten, quer über die umfaßten Fasern hinwegziehen und dann sich mit den Fibrillen des anderen Fortsatzes vereinigen und mit ihnen weiter laufen. Auch die umfaßten Fasern erleiden Veränderungen; so biegen dieselben z. B. um  $180^{\circ}$  um, oder zwischen zwei langen Fasern ist eine eingeschaltet, welche den Bogen mit durchläuft (Fig. 15\*), während die Richtung der langen Fasern sich nicht ändert. Es ist gewiß auch nicht Zufall, daß, wie z. B. in Fig. 15 ersichtlich, alle Fasern auf der einen Seite der Mittellinie umgekehrt verlaufende Spiralfibrillen besitzen, wie die auf der anderen Seite. — Bei dem 27 mm langen Embryo kam sogar



ein Fall vor, wo zwei „dreieckige“ Fasern eine ganze Anzahl in Kreisen angeordnete Fasern zwischen sich faßten. Diese Einrichtungen fanden sich immer mehr der Raphe, als der freien Herzseite genähert. Mit Ausnahme des letzterwähnten Falles, wo zwei dreieckige Fasern vorkamen, lag die dreieckige Faser stets der Raphe zu, was vielleicht mit der Krümmung des Herzschlauches und dem Verstreichen der Kontraktionsfalte an der Raphe zusammenhängt. — Oft ist auch dieselbe Faser an verschiedenen Stellen sehr verschieden dick oder in eine Aushöhlung einer Faser greift eine Vorwölbung einer anderen, was bei Kontraktion der Faser erst recht auffällig hervortritt.

Es entsteht nun die Frage, welche Bedeutung diese eigentümlichen Einrichtungen beanspruchen können, und warum sie gerade bei dieser Form vorkommen. Die Ebene der Kontraktionsfalte bleibt sich beim Vorrücken nicht immer parallel, wie man dies aus den schönen Abbildungen SCHULTZES (1901) ersehen kann, und wie ich es auch bei *S. maxima* beobachtete. Nun liegen aber normalerweise die Faserachsen im Herzen einander parallel. Bei den kurzen Fasern der *S. maxima* kann die Drehung der Ebene leicht durch Kontraktion von Fasern, die in verschiedenen, übereinander liegenden Parallebenen verlaufen, hervorgerufen werden; bei den sehr langen Fasern der *S. pinnata* würde eine derartige Kontraktion wesentlich nur eine Vertiefung resp. Verbreiterung der Falte bewirken; hingegen wird nun hier das nicht parallele Vorwärtsschreiten der Kontraktionsebene nicht oder nicht ausschließlich dadurch hervorgerufen, daß die Fibrillen einer Faser sich weniger stark kontrahieren, als die der umgebenden, sondern durch folgende Mittel:

1) Die Fibrillenbündel verlaufen spiralig in der Faser, wodurch auch bei gleichmäßiger Kontraktion der Fibrillen doch eine viel geringere Verkürzung der Faser hervorgerufen wird, als wenn die Fibrille die Faser der Länge nach durchzöge; und 2) die Fasern biegen um  $180^{\circ}$  um und, da die Fibrillen den Bogen mit durchlaufen, bewirkt dies, daß bei der Kontraktion der kürzere Schenkel der umgebogenen Faser dem längeren entgegenwirkt, und also dadurch für die Gesamtwirkung seine Kontraktion von derjenigen des anderen zu subtrahieren ist. Auch kann in den dreieckigen und bogenförmigen Fasern dadurch, daß die Fibrillen von einer Wand schief zu einer Stelle der gegenüberliegenden laufen, eine Deformation derselben zu stande kommen.

Ich möchte also die oben beschriebenen Einrichtungen als

mechanische auffassen, welche durch die Länge der Faser bedingt werden und mit der Kontraktionsweise zusammenhängen. Bemerkenswert ist, daß, wenn sich diese Einrichtungen auch bei allen Individuen auf denselben Typus beziehen ließen, sie doch niemals gleich ausgeführt waren.

*S. fusiformis* greg. Die Muskelfasern dieser Form lassen sich nicht in die durch die vorigen Arten gebildete Entwicklungsreihe einfügen. Sie besitzen eine sehr unregelmäßige, meist mehr oder weniger langgestreckt rechteckige Form. Zwischen Breite und Länge scheint kein genaueres Verhältnis zu bestehen; ihre Enden sind ausgezackt (Fig. 9 und Textfig. 4) und häufig schiebt sich ein Endteil einer Faser noch zwischen 2 folgende ein, so daß



Fig. 4. *S. fusiformis*. Herzwand. 70 : 1.

die ganze Faser also aus einem sehr breiten und einem sehr schmalen Teil besteht; auch der schmale Teil endet meist

stumpf-zackig. Die Fasern sind, absolut genommen, länger und breiter als bei *S. maxima*, und da das Herz der letzteren um ein Vielfaches größer ist als das der *S. fusiformis* (die Länge ausgewachsener Individuen der beiden Arten mag sich etwa wie 4 : 1 verhalten), so ist die relative Größe der Faser zum Herzumfange hier eine noch viel beträchtlichere. Dementsprechend ist auch die Form und Endigung der Fasern viel unregelmäßiger: ich glaube hierin eine wertvolle Bestätigung für die oben dargelegte Auffassung der erwähnten Bildungen bei *S. pinnata* als mechanischer Einrichtungen zu erblicken.

Das Herz der *S. fusiformis* gehört nun insofern einem anderen Typus an, als trotz der beträchtlichen Fasergröße nur sehr wenig Kerne in der Faser des erwachsenen (bereits fast ausgetragene Embryonen führenden) Kettentieres vorkommen. Ich habe die Kerne an 80 Fasern gezählt und folgende Werte erhalten:

1 Kern in 29 Fällen, darunter ein wenig vorgerücktes Hantelstadium,

2 Kerne in 50 Fällen, darunter ein Kern, der noch nicht ganz vollständig in 2 Tochterkerne getrennt war,

3 Kerne in 0 Fällen,

4 Kerne in 1 Fall.

In der 4kernigen Faser lagen die 4 Kerne zu je 2 einander angeschmiegt, so daß sie jedenfalls durch eine weitere Teilung entstanden waren. Die charakteristische Kernzahl dieser Faser scheint die Zweizahl zu sein.

### Ascidien.

Die Herzen der Ascidien scheinen mir, im Gegensatz zu denjenigen der Salpen, nach den von mir untersuchten großen Species: *Ascidia cristata*; *Asc. mentula*; *Asc. fumigata*; *Ciona intestinalis*; *Cynthia papillosa*; *Styela gyrosa* und *Clavelina Rissoana* zu urteilen, viel weniger Unterschiede zu bieten als die der Salpen.

Das Herz der großen Ascidien unterscheidet sich von demjenigen der Salpen hauptsächlich dadurch, daß die fibrilläre Lage und die sarkoplasmatische Lage scharf voneinander getrennt sind, so daß es nur in besonders günstigen Fällen möglich ist, zu bestimmen, zu welchen Zellkernen gewisse Bündel kontraktiler Elemente gehören. Bei keiner der hier untersuchten Species hingegen verlaufen die Muskelfibrillen der Länge nach um das Herz, wie dies ROULE (1884) zuerst für *Ciona* angibt. Daß diese Angabe immer wieder bestätigt wurde, ist um so erstaunlicher, als bereits 1873 R. HERTWIG für die von ihm untersuchten Arten (*Phallusia mamillata* und *Cynthien*) vollkommen richtig bemerkt, daß die Muskelfasern spiralig um die Längsachse des Herzens angeordnet sind. Auch HUNTER gibt für *Molgula manhattensis* an: „Seen in cross-section the muscles of the heart may be said in general to take a longitudinal direction, running spirally around the heart.“

Diese Angabe nähert sich schon viel mehr meinen Beobachtungen, wenn schon ich nur quer-spiraligen Verlauf beobachtete. Schon 1864 hat KEFERSTEIN bei *Perophora* spiraligen Verlauf gesehen; allerdings macht er die eigentümliche Angabe, daß auf den beiden Seiten der Raphe die Spiralen entgegengesetzt gewunden seien. — Ich kann, worauf ich unten eingehen werde, den neuerdings von SEELIGER und HEINE (1903) betonten Gegensatz zwischen Salpen und Ascidien in dieser Hinsicht durchaus nicht finden.

*Clavelina Rissoana*: Ueber diese Form liegt die sehr genaue Darstellung VAN BENEDEN und JULINS (1887) vor; außerdem geht auch SEELIGER auf dieselbe ein: einige Bemerkungen mögen daher genügen:

Plasmaschicht und fibrilläre Schicht sind noch nicht so deut-

lich abgegrenzt wie bei den großen Monascidien. Vielmehr dringt das Plasma zwischen die Fibrillenbündel ein und bildet um dieselben weite helle Säume. Die Plasmakörper sind in der protoplasmatischen Schicht noch sehr lang, so lang wie das jeder Zelle zugehörige Fibrillenbündel, wie ich an meinen, die Zellgrenzen mit aller gewünschten Schärfe darstellenden Eisenhämatoxylinpräparaten feststellen konnte; dies ist ein Unterschied gegenüber den Monascidien: die auch in der Plasmaschicht langen, spindelförmigen Zellen, sowie das Uebergreifen bedeutender Plasmamassen in die fibrillenföhrnde Schicht nähern diesen Herzbau dem der Salpen. Die Kerne des Perikards der *Clavelina* sind oval; in der Herzwand rund oder länglicher; im letzteren Falle zeigen sie oft einseitige Einbuchtungen. Kommen 2 Kerne in einer Faser vor, so liegen sie meist dicht nebeneinander, so daß man, wie auch SEELIGER für *Ciona* konstatiert, Grund hat anzunehmen, daß sie durch Teilung entstanden seien. Gewöhnlich kann man von einer bestimmten topographischen Anordnung der Kerne gegeneinander nichts wahrnehmen; ab und zu bemerkt man immerhin schon schlecht ausgesprochene Kernreihen. Das schlechte Hervortreten derselben hängt hier wohl mit der gleichmäßigen Breite der langen Plasmateile der Fasern, in welchen die Kerne durchaus nicht immer zentral gelagert sein müssen, zusammen. Die Fasern sind von sehr verschiedener Länge; in der Mehrzahl der Fälle mit einfachen Endigungen versehen, und nur selten sind sie in der Weise gespalten, wie VAN BENEDEN und JULIN Fig. 2e, 3a, Pl. X dies angeben. An der Raphe und an der indifferenten Linie hingegen findet häufig eine Verbreiterung der Faser, verbunden mit einer fächerförmigen Aufspießung ihrer Fibrillenmasse statt. In der fibrillären Schicht waren stets um die Fibrillenmasse herum die schwarzen Zellgrenzen unterscheidbar; die Gesamtmassen kontraktiler Substanz der Fasern sind sehr verschieden dick; oft fast so breit wie bei Salpen; oft nur so schmal wie bei *Ciona*. Wie VAN BENEDEN und JULIN sich ausdrücken, ist die Längsfaserung viel geringer ausgesprochen wie die Querfaserung, d. h. die gesamte Fibrillenmasse der Zelle wird durch ein einheitliches Bündel dargestellt. Diese ganze Masse muß natürlich der Summe der Einzelbündel der Faser des Salpenherzens verglichen werden; sie zeigt denn auch häufig irgendwo Auseinanderweichen ihrer Fibrillen; sie kann auch in eine große Anzahl feinerer Bündelchen aufgespalten sein, ohne daß deshalb die Faser selbst aufgespießt wäre.

Die Fasern, also auch die in ihnen liegenden Fibrillenbündel verlaufen durchaus normal zur Raphe und, da die Raphe wohl am sichersten die Längsachse angibt, auch normal zu dieser; also genau wie bei den Salpen, was ich hier noch besonders betonen möchte.

An den Herzen aller von mir untersuchten Ascidien findet sich ein Strang aus Zellen, welche keine Muskelfibrillen führen und welchen ich daher als indifferente Linie bezeichnen möchte. Die älteste Mitteilung, welche sich unter Umständen auf dieselbe beziehen ließe, rührt von KEFERSTEIN (1864) her; derselbe sagt für *Perophora*: „Muskelfasern verlaufen in Spiralen um das Herz, und zwar ist das Herz dadurch in eine rechte und in eine linke Hälfte in der Weise geteilt, daß diese Spirale in der rechten Hälfte läotrop, in der linken dextotrop gewunden ist. In der Mitte des Herzens stoßen also beide Spiralen aneinander und es bleibt ein dreieckiger neutraler Raum ohne Muskelfasern.“ Inwieweit diese Beobachtung richtig und inwiefern dieser Raum der indifferenten Linie entspricht, kann ich nicht beurteilen.

Im Jahre 1882 hat HERRMANN die Linie bei *Ciona* und *Phallusia gelatinosa* ausführlich beschrieben. Seitdem ist das Cionaherz oft genug untersucht worden; kein Autor fand die Linie wieder, und trotzdem HERRMANNs sonstige Befunde stets ausführlich erörtert werden, wird dieser Beobachtung mit keinem Wort Erwähnung getan!

Die indifferente Linie verläuft im großen und ganzen an der der Raphe gegenüberliegenden Herzseite, doch kommen von dieser Lage sehr beträchtliche Abweichungen vor.

Bei *Clavelina* ist sie sehr deutlich. Sie liegt dem einen Umschlagsrand im Mittel ca. 3—4mal näher als dem anderen; auf kürzere Strecken verläuft sie ziemlich gerade; hat man längere Herzteile vor sich, so sieht man, wie sie große und flache Bogen beschreibt, wodurch sie sich der Raphe oft sehr nähern kann. Auf Grund der Befunde an *Ascidia cristata* vertrete ich die Ansicht, daß diese großen Bogen zum Teil wenigstens durch die Herzkontraktionen hervorgerufen werden. — Die indifferente Linie besteht bei *Clavelina* auf der weitaus größten Strecke ihres Verlaufes nur aus einer einzigen Zellreihe, nur selten kommen zwei nebeneinander liegende Zellen vor. Die Zellen sind meist klein, kurzspindelig-eckig und flach; ihre Kerngröße liegt innerhalb der Variationsbreite derer der Muskelkerne. Nähert sich nun die Linie gegen die Ostien hin der Umschlagslinie zwischen Herz-

und Perikardwand, so wird sie zwei- und später sogar mehrreihig. Obgleich ich, der starken Kontraktionen wegen, bei den übrigen Ascidien die Enden der Linie meist nicht beobachten konnte, darf ich wohl annehmen, daß Ähnliches auch für die übrigen Ascidien mit einreihiger indifferenter Linie gilt.

Wichtig erscheint mir, daß die dünne Bindegewebsmembran, welche das Herz innen auskleidet, unter der indifferenten Linie zu einer mächtigen Säule anschwillt (Fig. 17). (Ueber die Auffassung der indifferenten Linie siehe Cynthia, p. 355.)

Ascidia. Die untersuchten Arten: *Asc. fumigata*, *mentula* und *cristata* sind sich im Herzbau sehr ähnlich. Die Richtung der Fibrillenbündel ist, am Totalpräparat gesehen, eine derartige, daß jedes Bündel einen Teil einer Schraubenlinie mit ziemlich geringer Ganghöhe beschreibt. Auf Ausbreitungspräparaten aber treffen dieselben die Raphe ziemlich normal, ebenso stehen sie mehr oder weniger normal zur mittleren Richtung der indifferenten Linie. Es scheint daher, daß die Schraubenlinie mindestens zum Teil durch die eigentümliche Form des Herzschauches, an welchem die Seite der Raphe konkav ist, verbunden mit den über das Herz hinziehenden Kontraktionswellen, hervorgerufen würde. Es ist also kein fundamentaler Unterschied gegenüber den Verhältnissen bei Salpen und *Clavelina* vorhanden, dasselbe gilt auch für *Ciona* und *Styela*.

Die Fibrillenbündel liegen eng aneinander und sind sich normalerweise parallel. Der von HELLER (74/75) für *Asc. mentula* angegebene gewellte Verlauf der Fibrille, der sich nach HELLER besonders am Hypobranchialende findet und dort eine zierliche Netzbildung hervorruft, fand sich außer an der angegebenen Stelle auch an verschiedenen anderen Orten des Herzens vor, sowohl bei *Ascidia mentula* und *cristata* als auch bei *Cynthia*. Es kam vor, daß auf demselben Niveau ein Teil der Faserzüge auf der einen Seite des Herzens diese Anordnung zeigte, während sie auf der anderen Seite fehlte, trotzdem die Fasern dieser Seite in der direkten Fortsetzung der anderen lagen. In den durch die wellenförmige Anordnung bedingten Zwischenräumen findet sich die plasmatische Substanz der Zellkörper. Wie ich sehe, zeigt auch VAN BENEDEN und JULINS Abbildung der Herzwand der *Corella parallelogramma* diese Erscheinung. Wegen des, soweit ich konstatieren konnte, nicht an eine bestimmte Herzart gebundenen Vorkommens, halte ich die wellenförmige Anordnung nicht für eine anatomisch präformierte Erscheinung.

Zwischen den Fibrillenbündeln sah man sehr häufig die feinen schwarzen Zellgrenzen (Fig. 23), und wo dies der Fall war, wurde jedes der dünnen Bündel kontraktile Substanz jederseits von einer solchen Linie umgeben. Daraus folgt, daß diese feinen Bündel die gesamte Fibrillenmasse einer Zelle darstellen, mithin den breiten Fibrillenbündeln (*faisceau*: VAN BENEDEN und JULIN) der *Clavelina* und den aus deutlich unterscheidbaren feineren Bündeln zusammengesetzten Gesamtfibrillenmassen der Salpen zu vergleichen sind, und nicht etwa nur den einzelnen feineren Bündeln der letzteren. Im Gegensatz zu den Salpen stellt bei den Ascidien, bei guter Konservierung, die ganze Fibrillenmasse ein geschlossenes Ganzes dar. Wie bei *Clavelina* sieht man auch hier einen Zerfall der Bündel an der indifferenten Linie und der Raphe, wenschon weniger deutlich.

Meist ist es nicht möglich festzustellen, welche Kerne und Bündel zusammengehören, weil die Zellkörper sehr kurz sind im Vergleich zur Länge der Fibrille; sie sind mehr oder weniger polygonal, mit hellem Plasma. Immerhin sind sie doch meist in der Längsrichtung der Fibrillen etwas in die Länge gezogen und weniger gleichmäßig in zwei Richtungen ausgedehnt, wie dies SEELIGER auf seiner Fig. 10, Taf. XXII, für *Ciona* angibt. Im Plasma fanden sich bei *Ascidia cristata* Körner, welche sich deutlich färbten und möglicherweise als Sarkosomen (RETZIUS) — Myochondren (SCHNEIDER) — zu bezeichnen sind. Ueber die gelbgrünen Körner der *Ascidia fumigata* und *Asc. cristata* habe ich bereits beim Perikard berichtet. — Die Kerne sind, wenigstens bei *Asc. fumigata* und *Asc. cristata*, groß, bläschenförmig und kugelig (Fig. 21), weniger gilt dies für *Asc. mentula*. Bei schwachen Vergrößerungen sieht man sie, in wechselnder Zahl beisammen liegend, deutliche Reihen bilden (Fig. 18, 19). Diese werden wohl dadurch bedingt, daß die verhältnismäßig kurzen Plasmamassen ebenfalls eine regelmäßige Anordnung zeigen und die Kerne immer in ihrer Mitte führen, woselbst sie am meisten aufgetrieben erscheinen. Diese regelmäßige Anordnung in Reihen wurde für die Plasmakörper bereits von HEINE (1903) und vorher von HERRMANN (1882) erwähnt (*Ciona* resp. *Ciona* und *Phallusia*). Die Kernreihen laufen einander parallel und kreuzen die Richtung der Fibrillenbündel steil, in Winkeln von 45—90°. Bei schwachen Vergrößerungen treten sie deutlicher hervor als die Fibrillenbündel; sollte die irrtümliche Angabe des Längsverlaufes der letzteren etwa durch sie hervorgerufen sein?

Die Verhältnisse der indifferenten Linie sind am einfachsten bei *Ascidia cristata*. Hier verläuft die Linie genau wie bei *Clavelina*, nämlich im großen und ganzen an der der Raphe entgegengesetzten Herzseite, von der sie in großen Bogen, oft sehr stark abweicht und sich bis zu etwa  $\frac{1}{10}$  des Herzumfanges der Raphe nähern kann. Diese Bogen scheinen mindestens zum Teil wohl durch Kontraktion zu stande zu kommen; die Stellen größter Nähe zur Raphe fallen mit denen größter Systole zusammen (Textfig. 5). Das Aufsteigen der Linie gegen die Herzmitte erfolgt dann sehr plötzlich, so daß der eine Bogenschenkel viel steiler gegen die Raphe gerichtet erscheint als der andere (Textfig. 5). Auch sah

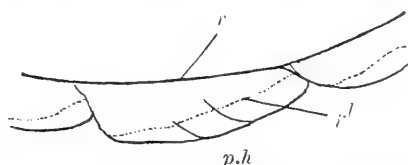


Fig. 5. *Asc. cristata*; mittlerer Herzteil mit indifferenter Linie.

ich an solchen Stellen, wo die Linie sich der Raphe stark näherte, an beiden, ganz besonders aber an der kürzeren Seite, jene wenig deutliche dunkle Streifung, die für die kontrahierten quergestreiften Muskelfibrillen charakteristisch ist.

Die Kernreihen laufen im großen und ganzen der indifferenten Linie parallel, wenn sie dieselbe jedoch kreuzen, was unter sehr verschiedenen Winkeln vorkommen kann, so kann man häufig die Kernreihen der einen Seite sich direkt in diejenigen der anderen Seite fortsetzen sehen, d. h. die Reihen werden einfach durch die indifferente Linie ohne weitere Verschiebungen unterbrochen. — Die Linie ist eine Zellreihe breit, höchst selten liegen etwa auch 2 Zellen nebeneinander. Die Zellen sind groß, kubisch und hell, mit großen runden Kernen (Fig. 21), deren Größe mit der der Muskelkerne ungefähr übereinstimmt.

Bei *Asc. mentula* zeigt die Linie neben den großen Bogen noch kleinere Zacken, welche stets spitz umbiegen (Fig. 18), d. h. dieselbe verläuft als stark ausgeprägt gebrochene Linie. Auf den Zacken erster Ordnung zeigen sich sehr kleine zweiter Ordnung. Dies Verhalten fand sich an allen Herzen; nur ab und zu ist es an einer Stelle schlecht ausgesprochen und dann ähnelt die Linie mehr derjenigen der *Asc. cristata*. Weil die Fasern zu beiden Seiten der Zacken durchaus normale, prachtvoll ausgebildete Querstreifung zeigten, möchte ich diesen gebrochenen Verlauf im Gegensatz zu den großen Bogen nicht als Kontraktionserscheinung auffassen. Die Zellen nähern sich mehr einer eckigen Spindelform; dies scheint durch die Zackung bedingt zu werden; sobald



dieselbe wenig deutlich ist, werden die Zellen jenen der *cristata* durchaus ähnlich.

Bei *Asc. fumigata* hält die indifferente Linie etwa die Mitte zwischen den beiden vorigen. Die Zackung ist zwar gut ausgebildet, aber die Umbiegungsstellen der Zacken sind nicht so spitz wie bei *Asc. mentula*, sondern abgerundet. Stellen, an welchen 2—3 nebeneinander liegende Zellen vorkommen, scheinen häufiger als bei den beiden anderen Arten.

Es wäre noch zu untersuchen, ob und wie weit diese Unterschiede im feineren Verlauf der Linie etwa mit Besonderheiten der Kontraktion dieser sonst so ähnlichen Herzformen zusammenhängen könnten.

*Styela gyrosa*. Der Bau der Herzwand stimmt mit dem der anderen Formen überein. Fibrilläre Lage und Plasmalage deutlich getrennt. Kerne und Plasmakörper in Reihen angeordnet. Fibrillenbündel eher etwas kürzer; in denselben flachen Spiralen, resp. quer zur Längsachse angeordnet. Im übrigen war die Konservierung sowohl mit Sublimatgemischen wie mit Chromessig stets schlechter als bei den anderen Formen. — Die indifferente Linie verläuft längs des ganzen Herzens, und zwar meist etwas unregelmäßig, bald mehr wellig, bald mehr zackig, niemals aber so schön gebrochen wie bei *Asc. mentula*. Sie ist der Raphe auf dem ganzen Verlaufe stark genähert, im Durchschnitt auf etwa  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  des Herzumfanges. Da diese starke Näherung bei allen Exemplaren regelmäßig vorhanden war, ist sie wahrscheinlich anatomisch präformiert. Die indifferente Linie besteht wie beim Genus *Ascidia* aus nur einer Zellreihe; selten nur liegen 2 Zellen nebeneinander.

*Ciona intestinalis*. Ueber diese Art liegen die ausführlichsten Untersuchungen vor (HELLER, HERRMANN, ROULE, HEINE, auch SEELIGER). Schon oben wurde den Angaben ROULES und HEINES gegenüber betont, daß die Fibrillen das Herz spiralg umkreisen, daß aber die Spirale wahrscheinlich durch die Herzform und durch Kontraktionserscheinungen zu stande komme, da an Ausbreitungspräparaten die Fibrillen ziemlich normal zur Raphe zu stehen scheinen. Die Fibrillenbündel sind so fein wie bei *Ascidia*, auch in ihrer Länge stimmen sie bei beiden Formen überein. Zellgrenzen zwischen denselben nachweisbar. Auf HEINES Angabe der Zusammensetzung der Fibrillenmasse der Faser („Fibrille“) aus 2 Längslamellen gehe ich im folgenden Abschnitt ein. Die Reihen der Plasmakörper deutlich, ebenso die

Kernreihen. Kerne meist oval, in der Mehrzahl der Fälle mit nur einem zentral gelagerten Kernkörperchen. Die Reihen der Plasmakörper sind bereits von HERRMANN (1882) beschrieben worden: „Ces corps généralement contigus, parfois plus ou moins distants les uns des autres ou disposés en séries parallèles, nous paraissent devoir être considérés comme les restes des cellules musculaires primitives aux dépens desquelles ont pris naissance les fibrilles contractiles.“

In derselben Arbeit, die, wenn schon kurz und ohne Abbildungen, doch alles, was auf diesem Gebiete seither geleistet, weitaus übertrifft, macht HERRMANN auch wertvolle Angaben über die indifferente Linie. Da bisher kein Autor auf diese Angaben geachtet zu haben scheint, will ich sie hier wiedergeben: „Chaque fibre musculaire n'entoure que la moitié du tube cardiaque. Celui-ci, en effet, a un bord adhérent et présente en outre, du côté opposé à ce bord, une ligne longitudinale au niveau de laquelle les fibres se terminent; cette ligne est marquée par une seule rangée de cellules anguleuses, un peu ramifiées, munies chacune d'un noyau arrondi. Nous ignorons la signification de ces éléments qui nous ont offert cette particularité qu'ils se colorent vivement au chlorure d'or. Grâce à l'existence de ces deux lignes ou coutures longitudinales chaque fibre contractile n'embrasse que la moitié de la circonférence du cœur.“

Aus dieser Beschreibung scheint mir zunächst hervorzugehen, daß HERRMANN die Fibrillenbündel quer zur Herzachse laufen sah und nicht der Länge nach; unrichtig ist an derselben zweierlei. Nämlich die Muskelfasern sind nicht so lang, daß sie von der Raphe bis zur indifferenten Linie liefen; die Mehrzahl scheint mir allerdings entweder an der einen oder anderen zu inserieren. Doch kann man auch solche finden, welche weder Raphe noch indifferente Linie erreichen. Dies gilt ganz allgemein für alle untersuchten Ascidien.

Wahrscheinlich ist die Beschreibung auch nicht nach *Ciona*, sondern *Phallusia gelatinosa* (der anderen von HERRMANN untersuchten Form, darüber ist nichts angegeben) entworfen; denn bei *Ciona* bleibt die Linie auf ihrem ganzen Verlaufe mehrreihig, worin ein wichtiger Unterschied gegenüber den anderen Ascidien besteht. Meist liegen 2—5 Zellen nebeneinander; gemäß ihrer Anzahl ist auch die Breite der Linie verschieden, doch ist sie im Durchschnitt kaum breiter als bei *Ascidia*, weil die Zellen, welche sie zusammensetzen, viel kleiner sind (Fig. 20). Die Zellkerne

sind rund, jedoch gleich groß wie die Kerne der Muskelzellen; das Plasma der Zellen ist hell; da es aber, verglichen mit den Zellen, sehr in den Hintergrund tritt, erscheint der ganze Streif dunkel. — Wie bei allen anderen Species konnte ich auch hier, weder mit Eisenhämatoxylin, mit oder ohne Nachfärbung, noch mit gewöhnlichen Hämatoxylinen fibrilläre Strukturen irgendwelcher Art auffinden. Das gleiche negative Resultat ergab Vor- und Nachvergoldung, sowie Methylenblau (nach SEELIGER an konserviertem Material). Leider konnte ich die neuerdings von BETHE (Allgemeine Anat. und Physiol. des Nervensystems, Leipzig 1903) ausgearbeiteten Methoden nicht prüfen, da ich über kein lebendes oder in hierfür geeigneter Weise konserviertes Material mehr verfügte. Aus diesem Grunde wird weder auf die Frage, ob die indifferente Linie Beziehungen zum Nervensystem hat, noch überhaupt auf Fragen der Innervation eingegangen. — Der Verlauf der indifferenten Linie hält sich meist an die Herzmitte, er ist im ganzen der Hufeisenform des Herzens entsprechend. In der Mitte des Hufeisens kommen meist zwei mehr oder weniger deutliche symmetrische Ausbuchtungen vor (Textfig. 6).

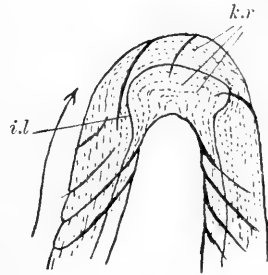


Fig. 6. *Ciona*. Herzmitte, Pfeil zeigt Richtung der Kontraktionswelle an.

*Cynthia papillosa*. Das Herz dieser Form zeigt andere Lagerung, jedoch eine ganz ähnliche hufeisenförmige Gestalt wie das der *Ciona*. Der Bau und der Verlauf der Fibrillenbündel stimmen mit *Ciona* und Ascidien im wesentlichen überein. Kerne rund, blasig und groß wie bei *Asc. cristata* oder *fumigata*. Im Plasma wurden ähnliche grüngelbe, wesschon meist kleinere Körnchen angetroffen als bei *Ascidia fumigata*.

Ganz eigenartige Verhältnisse bietet hier die indifferente Linie; sie ist nicht in der Weise ausgebildet wie bei den anderen Formen. An einem Exemplar sah ich ein helles Band von einem Ostium ab eine Strecke weit verlaufen und dann aufhören; nachdem eine ganze Anzahl Muskelfibrillenbündel die Richtung, die es hätte weiter verfolgen sollen, gekreuzt hatten, tauchte es wieder auf in Gestalt von einigen wenigen Zellen ohne kontraktile Substanz; darauf fehlte es wieder eine kurze Strecke und das wiederholte sich weitere 9 Male. An einem anderen Exemplar sah ich

überhaupt nur wenige kurze, eingesprengte Stücke. Alle diese Bildungen bestanden aus einer Zellreihe.

Daneben kommen noch andere Gebilde vor, welche wenigstens teilweise der indifferenten Linie zu vergleichen sind, teilweise aber interessante Konvergenzerscheinungen zu den Einrichtungen der *S. pinnata* bieten.

1) Von einer Stelle der Raphe aus schob sich ein anfangs aus sehr vielen nebeneinander liegenden Zellen bestehender, später immer schwächer, schließlich einreihig werdender Keil indifferenter Zellen ins Herz ein; es handelt sich also um solche Zellen der Perikardialblase, welche keine Fibrillen abgesondert haben. An diesen Keil setzen sich nun die Muskelfibrillenbündel an, genau wie es sonst an die indifferente Linie zu geschehen pflegt, und in

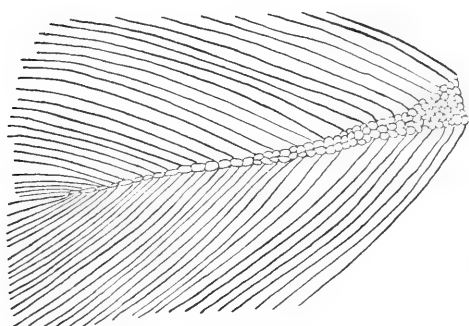


Fig. 7.

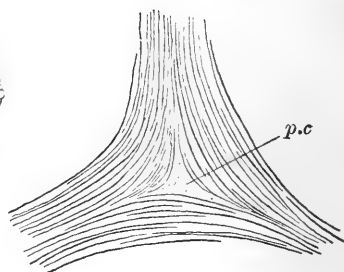


Fig. 8.

Fig. 7. *Cynthia* pap.; keilförmiger indifferenter Zellstrang. 120 : 1.

Fig. 8. *Cynthia* pap.; mechanische Einrichtung. 120 : 1. *p.c* protoplasmatisches Zentrum.

einer etwa um  $45^\circ$  geneigten Richtung, wie in beistehender Textfig. 7 (nur die Richtung der Fibrillenbündel, nicht ihre Anzahl soll darin zum Ausdruck gebracht werden).

2) Eine weitere derartige Einrichtung, die den mechanischen Strukturen der *S. pinnata* sehr ähnelt, zeigt Textfig. 8. Die Fibrillenbündel streben von 3 Seiten einem protoplasmatischen Zentrum zu; an demselben biegen sie um und ziehen je in einer anderen der 3 Richtungen weiter.

3) Auch Umbiegungen von einzelnen Fibrillenbündeln sowie ganzer Systeme von solchen, wie sie für *S. pinnata* beschrieben wurden (Fig. 16), kommen vor. In dem Raum, welchen die umbiegenden Fasern zwischen sich freilassen, greifen andere ein, welche stumpf enden, also sich nicht an der Umbiegung beteiligen.

4) Ganz in der Nähe der sub 2) beschriebenen Einrichtung ging von der Raphe aus ein sehr breiter, mehrreihiger Zellstrang von beträchtlicher Länge in die Herzwand hinein. Er war auf seinem ganzen Verlaufe ziemlich gleich breit, ähnelte also durchaus der indifferenten Linie. An ihn setzten sich die Muskelfibrillen unter sehr verschiedenen Winkeln an.

Welche Lage diese Einrichtungen in Bezug auf die Mitte des Hufeisens, welches vom Herzen beschrieben wird, einnehmen, war an den Ausbreitungspräparaten nicht mehr feststellbar; so viel ging daraus hervor, daß sie sich in der Nähe der Raphe fanden. Sie scheinen mir in morphologischer wie physiologischer Beziehung wichtige Streiflichter auf die Bildung der indifferenten Linie zu werfen. — Morphologisch scheint mir nämlich durch die sub 1) und 3) erwähnten Stränge dargetan, daß die indifferente Linie nichts ist als ein von einem Punkte der Umschlagslinie ausgehender Zellstrang, dessen Zellen keine Muskelfibrillen differenzieren haben. Man denke sich eine der oben erwähnten Bildungen verlängert in der Art, daß sie mehr oder weniger die der Raphe entgegengesetzte Herzseite gewinnt und dort in der Längsrichtung das Herz durchzieht, so ist die indifferente Linie fertig. Physiologisch hängen alle diese Bildungen mit der Kontraktionsweise der Fibrillen, bezogen auf die Herzform, zusammen. Ihre Bedeutung mag darin bestehen, daß sich die Fibrillen, welche an sie inserieren, in einer anderen Richtung kontrahieren können, als wenn sie an die Raphe selbst anstießen. Daraufhin möchte ich auch glauben, daß bei den anderen Arten der indifferenten Linie eine ähnliche Funktion zukommen dürfte. Wie die Raphe einem Teil der Fasern einen festen Anfangspunkt bietet, gegen welchen hin die Kontraktion erfolgen kann, so mögen auch die an die indifferente Linie sich befestigenden Fasern an letzterer einen relativ festen Stützpunkt finden. Hiermit könnte nämlich zusammenhängen, daß (wenigstens bei *Ciona*!) die Kontraktionswellen nicht an der Raphe sich so stark abflachen und verstreichen wie bei den Salpen, sondern mehr gleichmäßig tief das ganze Herz einschnüren. — Für diese Auffassung der indifferenten Linie, wonach ihr ein Einfluß auf die Kontraktionsweise zugeschrieben würde, spricht, daß sie gerade bei den mit hufeisenförmigem Herzschauch ausgerüsteten Ascidien eigenartig ausgebildet ist: bei *Ciona* sehr mächtig aus mehreren Zellreihen bestehend; bei *Cynthia* in Gestalt verschiedener Bildungen an verschiedenen Stellen. — Auch die oben bei *Clavelina* beschriebene dichte Bindegewebssäule, welche unter

der indifferenten Linie liegt und ihr eine gewisse Rigidität verleiht, ist meiner Auffassung durchaus günstig: sie ist so fest, daß die Muskelansätze häufig von ihr auf beiden Seiten abbrechen, und der Bindegewebsstrang mit einigen ihm anhaftenden Zellen der indifferenten Linie sich frei auf große Strecken hin verfolgen läßt.

### Der feinere Bau der kontraktile Substanz.

Sehen wir von den Angaben derjenigen Autoren ab, welche sich damit begnügten, zu konstatieren, daß Querstreifung vorhanden sei (HELLER, HERRMANN, ROULE, VAN BENEDEN und JULIN, MAURICE, LAHILLE und SCHULTZE) und daß die Muskeln fibrilläre Struktur aufweisen, so liegen über die Struktur der „Fibrille“ am Salpen- und Ascidienherzen nur die Angaben HEINES, für die *Molgula manhattensis* speziell noch diejenigen HUNTERS (1902) vor.

HUNTER gibt über die „Fibrillen“ der *Molgula manhattensis* an: „The fibrillar portion of the cell is distinctly cross-striated; the deeply staining anisotropic substance forming groups of four disks, which under the low-power look like a single broad band.“ Betrachtet man seine Figur, so erkennt man, daß der Autor eine Quer- wie eine Längsteilung der anisotropen Scheibe bemerkt hat. — G. RETZIUS (1890) beschrieb die Muskelfäserchen des Appendicularienchwanzes als aus abwechselnd isotropen und anisotropen Scheiben bestehend, ohne Zwischen- und ohne Nebenscheibe, dagegen mit HENSENScher Mittelscheibe (hierunter versteht RETZIUS eine helle Linie in der anisotropen Substanz, also *Qh* nach HEIDENHAIN, (1898). Jede anisotrope Lamelle ergab sich also in der Längsrichtung durch eine helle Linie geteilt, was möglicherweise von einer Zusammensetzung aus nebeneinander liegenden Elementarfibrillen herrühren könnte. HEINE glaubt nun Ähnliches, nämlich ebenfalls eine Zusammensetzung der „Fibrille“ aus zwei nebeneinander liegenden Bestandteilen sowohl für Salpen, als auch für *Ciona* nachweisen zu können; er betont außerdem ausdrücklich, daß nur eine Art von dunklen Querscheiben vorkomme, die stets gleiche Dicke und gleiches Lichtbrechungsvermögen zeige. Bei Salpen ergäben die Querscheiben infolge regelmäßiger Anordnung das Bild einer Querstreifung für die ganze Faser.

Bereits oben habe ich betont, daß ich die „Fibrille“ der Autoren im Salpenherzen und jene im Ascidienherzen streng genommen nicht für gleichwertig halte. Im Salpenherzen liegen

mehrere derartige Gebilde in einer Faser, und ich glaube jedes einzelne dieser Fibrillenbündel daher am besten mit einem KÖLLIKERSchen Muskelsäulchen vergleichen zu dürfen. Bei sämtlichen Monascidien konnte ich dagegen zwischen den einzelnen „Fibrillen“ Zellgrenzen nachweisen: trotz der Dünne entsprechen sie also der Summe der Fibrillenbündel („Muskelsäulchen“) einer Faser des Salpenherzens. Ein Uebergang wird vermittelt durch Clavelina, welche breitere, oft stellenweise gespaltene Fibrillenmassen in der Faser führt, die von VAN BENEDEN und JULIN (1887) sehr richtig als „faisceaux fibrillaires“ bezeichnet werden. Ich muß nun, um meine Bezeichnung der betreffenden, bisher „Fibrillen“ genannten Bestandteile als „Fibrillenbündel“ resp. als „Muskelsäulchen“ zu rechtfertigen, den Beweis ihrer Zusammensetzung aus feineren Einheiten erbringen.

Bei den Salpen liegen die „Muskelsäulchen“ meist nicht so isoliert, wie dies HEINE in Fig. 30 und 41 zeichnet; sie bilden bei Eisenhämatoxylin- oder Goldpräparaten meist eine mehr oder weniger geschlossene Masse; am deutlichsten sind sie noch bei der *S. pinnata* zu unterscheiden, nämlich dadurch, daß die Querstreifen in den verschiedenen Säulchen meist nicht in gleicher Höhe liegen. Bei dieser Form weisen gewisse Fasern die oben beschriebene spiralige Anordnung der kontraktile Substanz auf; in diesen sieht man, wie an den Stellen, wo die gewöhnliche Anordnung in die spiralige übergeht, die „Muskelsäulchen“ sich in feinere Fibrillenbündel auflösen (Fig. 16). Diese Bündel sind teilweise auch für die stärksten Vergrößerungen noch unmeßbar dünn; die zwischen ihnen vorkommenden Anastomosen sind so zu erklären, daß ein sehr dünnes Fibrillenbündel sich von einem Bündel löst und mit einem anderen weiter verläuft. Ich habe keinen Grund, auch die feinsten mir zu Gesicht gekommenen Fäserchen als nicht weiter zusammengesetzt, als Elementarfibrillen aufzufassen.

Für die Fibrillenbündel der Ascidien kann man, wie schon erwähnt, an den Endigungen derselben an der Raphe oder an der indifferenten Linie, meist eine fächerförmige Ausbreitung konstatieren; man sieht hier deutlich, wie das Bündel aus mehreren nebeneinander liegenden feineren Strängen besteht. Besonders deutlich war dies bei *Clavelina*. Auch hier hat man wohl in den feinen Bestandteilen, schon wegen ihrer wechselnden Dicke, noch keine Fibrillen, d. h. histologische Einheiten vor sich.

Sind die Säulchen bei den Salpen schon nicht einmal leicht sichtbar, so konnte ich noch weniger die von HEINE angegebene

„Zweiteilung“ derselben unterscheiden. Hingegen ist vollkommen richtig, daß man bei Ascidien (jedoch nicht in den meisten Fällen) vor allem an nicht zu stark gefärbten Präparaten die dunkle Substanz der Fibrillenbündel durch eine helle Linie geteilt sieht. Da man in gewissen Fällen auch 2 oder gar 3 derartige helle, nebeneinander liegende Linien bemerkt, oft auch konstatieren kann, daß zwei eng aneinander geschmiegte Bündel eine ähnliche Erscheinung hervorbringen, so ist die helle Linie (resp. Linien) manchmal wohl sicher der Ausdruck einer Spaltung der Fibrillenbündel in Einheiten niederer Ordnung. — Aber dies scheint nicht für alle Fälle zu gelten. Beobachtet man mit möglichst starken Linsen (2 mm, Ok. 12, besser Ok. 18) ein Ausbreitungspräparat eines nicht oder möglichst schwach gefärbten Ascidienherzens, so kann man sich davon überzeugen, daß die typische Zweiteilung der isotropen Substanz nur bei einer gewissen Ein-

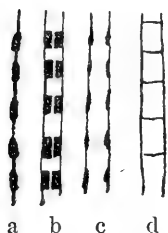


Fig. 9. Schema, siehe Text.

stellung auftritt. Stellt man möglichst tief ein, so erscheint das Fibrillenbündel als ein dünner Strang mit geringen Anschwellungen, welche die anisotropen Scheiben darstellen (Schema: Textfig. 9a). Stellt man auf ein wenig höheres Niveau ein (b), so tritt die typische Erscheinung auf, so wie sie SEELIGER, HEINE und HUNTER dargestellt haben. Dreht man noch weiter, so bemerkt man, wie der helle Streif immer breiter wird und schließlich die ganze Breite der Faser einnimmt (c). Hebt man den Tubus nur noch sehr wenig, so tritt der Umschlag ein, und die anisotrope Substanz wird hell (d). Die helle Längslinie hat sich also successive zu dem Bilde der bei hoher Einstellung hellen Querscheibe erweitert, d. h. die Dicke des Fibrillenbündels resp. der Dickenunterschied für die Randzone und die Mitte desselben ist so beträchtlich, daß bei den angewandten starken Vergrößerungen für die Mitte des Bündels bereits bei Einstellung auf eine mittelhohe Ebene die Bedingungen überwiegen, welche erst bei höherer Einstellung auch für die Randbezirke das Hellerscheinen der anisotropen Substanz bedingen. — Ich habe die Beobachtung an *Ciona*, *Cynthia* und allen *Ascidiaspecies* gemacht, doch gelingt sie nur an schwach gefärbten, möglichst isolierten Fasern.

Ich glaube also nicht, daß überhaupt innerhalb des Fibrillenbündels der Monascidien noch eine besondere Anordnung der Fibrillen in zwei Platten vorhanden sei. HEINES Darstellung der



Querstreifung ist durchaus ungenügend, dagegen bezeugt HUNTERS Abbildung (1902), daß er bei *Molgula* die Aufhellungszone in der anisotropen Substanz gesehen hat.

Bezüglich der Breite der anisotropen und isotropen Bestandteile kann ich sowohl für Ascidien wie für Salpen bestätigen, daß, wie aus den Figuren beider Autoren hervorgeht, die isotropen und die anisotropen Lamellen ziemlich gleich hoch sind.

Bei den Salpen sah ich zunächst helle und dunkle Schichten, in jeder hellen Scheibe eine dunkle dünne „Zwischenscheibe“. Jede anisotrope (dunkle) Scheibe wird gegen die Mitte zu bedeutend heller, und zwar nimmt die helle Zone über die Hälfte der Breite der anisotropen Lamelle ein. Mit ROLLETS Buchstabenbezeichnung (bezüglich der Aufhellungszone und der Linie *M* nach HEIDENHAIN [1898] modifiziert) ergäbe sich also für ein „Segment“:

$$Z-I-Q-Qh-Q-I-Z.$$

Für *Ciona* ergab sich an günstigen Stellen ebenfalls:

$$Z-I-Q-Qh-Q-I-Z.$$

Dasselbe gilt für *Clavelina* und *Cynthia* (Fig. 23), auch für *Asc. cristata* und *Asc. fumigata*. Bei den beiden letztgenannten konnte ich bei stark gefärbten Präparaten in der Mitte von *Q* eine sehr schmale, scharfe, schwarze Linie nachweisen, an Fasern, welche keinerlei Kontraktionserscheinungen aufwiesen; es wäre dies also die Mittelscheibe *M*; also käme vor:

$$Z-I-Q-M-Q-I-Z \text{ (Fig. 22).}$$

Da alle diese Befunde an Eisenhämatoxylinpräparaten erzielt wurden, an welchen bekanntlich je nach der Differenzierung sehr verschiedene Farbenabstufungen vorkommen, will es mir scheinen, daß es wohl erlaubt ist, diese Befunde zu kombinieren und als einfachste Querstreifung für das Herz der Ascidien und Salpen anzunehmen:

$$Z-I-Q-Qh-M-Qh-Q-I-Z.$$

Betonen möchte ich immerhin, daß *N* in keinem einzigen Falle bemerkt werden konnte. Die Querstreifung des Tunikatenherzens schließt sich also durchaus den für andere quergestreifte Muskeln festgestellten Befunden an. Ueber den Uebergang dieser für die erschlaffte Fibrille geltenden Streifung in den Zustand der Kontraktion habe ich keine Beobachtungen angestellt.

Anhangsweise möchte ich noch bemerken, daß SALENSKY soeben (1903) für *Oikopleura rufescens* und *Fritillaria pellucida*,

die wohl jeden, der die Verhältnisse am Tunikatenherzen kennt, in Erstaunen setzende Mitteilung macht, daß das Herz dieser Arten keine Querstreifung aufweisen soll. In den beiden früheren Mitteilungen desselben Verfassers über Appendicularien (1895 und 1902) ist für die anderen Oikopleuren der Punkt nicht behandelt und die der letzteren Abhandlung beigegebenen Figuren sind zu klein, als daß man ihnen Sicheres entnehmen könnte. Immerhin könnte man die Fibrillenbündel auf Fig. 19 *E* als quergestreifte deuten; bei der geringen Vergrößerung scheint es sich aber eher um nebeneinanderliegende querdurchschnittene Fibrillenbündel zu handeln. Dagegen wurde für *Fritillaria* bereits von LANKESTER (1874) das Gegenteil festgestellt, und auch SEELIGER gibt in aller Allgemeinheit an, daß das Herz der Appendicularia aus quergestreiften Elementen bestehe. Ich habe daraufhin die Oikopleura *cophocerca* mit Eisenhämatoxylin nochmals untersucht (die von SALENSKY untersuchten Arten konnte ich leider nicht erhalten) und fand eine typische Querstreifung vor, an welcher die Linien *I—Q—Qh—Q—I* (Fig. 24) unterscheidbar waren. Das Herz besteht aus Fibrillenbündeln von sehr verschiedener Breite. Die Querstreifung desselben ist insofern interessant, als die anisotrope Substanz ein außerordentlich breites Band bildet im Vergleich zur isotropen, und als die in ersterem befindliche Aufhellungszone ebenfalls sehr breit ist. Ähnliches geht auch für die Querstreifung des Appendicularienschwanzes aus den Figg. 13 u. 14, Taf. XVII, von RETZIUS (1890) hervor.

### Innere Bindegewebsschicht.

(„Endokard“; „membrane anhiste“.)

Das Vorkommen einer inneren Lage sowohl im Salpen- wie im Ascidienherzen war bis in die jüngste Zeit Gegenstand von Kontroversen, auch die letzten Arbeiten geben noch nicht befriedigende Auskunft darüber. Wegen der Wichtigkeit dieser Frage in morphologischer Beziehung möchte ich in diesem Falle die einschlägige Literatur kurz rekapitulieren.

1875 gibt TODARO an, daß das Herz der Salpen innerhalb der Muskelfaserschicht noch eine homogene Membran besitze; außerdem soll eine „rete tendinea“ vorkommen, deren Maschen schließlich „vanno ad attaccarsi sopra una prominenza formata di tessuto congiuntivo, che sorge dalla parte media della parete dor-

sale nel luogo ove questa all'esterno aderisce al pericardio“. Die Bedeutung der „rete tendinea“ konnte ich nicht sicher ausfindig machen; dagegen ist wohl zweifellos, daß die „prominenza“ die die Raphe schließende Bindegewebsmasse ist.

1882 findet HERRMANN im Innern des Ascidienherzens (*Ciona* und *Phallusia gelatinosa*) eine kernlose Membran, welche sich in die Gefäße fortsetzen soll. Er schreibt: „La membrane interne, limitant la cavité du cœur, est parfaitement anhiste et transparente et son épaisseur ne dépasse pas  $1,5 \mu$ ; sa face interne est lisse, tandis que l'externe présente des stries extrêmement fines répondant à des dépressions et des crêtes dirigées circulairement comme les fibres musculaires et répondant à des inégalités correspondantes de ces dernières avec lesquelles elles s'engrèment.

Cette membrane sur laquelle nous n'avons pu déceler la présence de noyaux, ni obtenir de contours épithéliaux au moyen de nitrate d'argent, offre une résistance notable aux réactifs; les acides la gonflent très légèrement. Elle se continue au delà du cœur pour former à elle seule la paroi propre des ramifications du système vasculaire.“

1884 findet ROULE auch eine innere endotheliale Schicht, welche aber „n'est visible comme celle des lacunes sanguines que par les impregnations au nitrate d'argent“.

1887 geben VAN BENEDEN und JULIN sowohl für *Clavelina* und *Corella* als auch für *S. pinnata* das Fehlen einer innerhalb der Muskelschicht liegenden Gewebslage an; sie halten hierbei fälschlich die bei *S. pinnata* tatsächlich vorkommende Schicht für das Perikard. Daneben sprechen sie aber bei *Clavelina* von einer die Muskelfasern bedeckenden „membrane anhiste“, ohne ihr jedoch anscheinend eine weitere Bedeutung beizulegen.

1888 bestätigt MAURICE das Fehlen der Schicht für *Fragaroides*.

1890 sagt LAHILLE über die *Pegea confoederata* (*S. bicaudata*): „La cavité du cœur est fermée par un endothélium incontestable.“ Auch erkennt er als erster, daß VAN BENEDEN und JULIN die oben genannte Verwechslung begangen haben. Warum er trotzdem behauptet, daß die kontraktile Substanz in direkte Berührung mit dem Blut komme, geht aus der Arbeit nicht hervor.

1893 konstatiert WILLEY ausdrücklich, daß bei *Ciona* und *Clavelina* sich im Herzen kein Endothel finde.

1901 gibt SCHULTZE eine kurze, aber zutreffende und genaue Beschreibung der inneren Schicht im Salpenherzen. Er findet „ein

Endokard, das nicht als Endothelium bezeichnet werden kann, da seine Zellen keinen endo- und epithelialen Charakter haben, sondern typisches Bindegewebe sind“. „Alle die Zellen sind in einer durchsichtigen festen Zwischensubstanz eingebettet“, und ferner: „die Herzhöhle wird dadurch zuweilen beträchtlich eingeengt, daß von der gallertigen und faserigen Masse, in die das Herz eingebettet ist, ein Teil zwischen Endokard und Muskelwand sich eindringt. Vielleicht kann diese eingewucherte Masse mit der ‚rete tendinea‘, die TODARO am Embryo von *Cyclosalpa pinnata* beobachtet hat, in genetischem Zusammenhange stehen.“

1902 schreibt SEELIGER bezüglich der „membrane anhyste“ der Ascidien: „Wo eine solche vorkommt, handelt es sich nur um eine Art kutikulare Bildung, die von den Myokardzellen selbst ausgeschieden wird und die Fibrillenschicht überdeckt. In vielen Fällen ist es nun aber zweifelhaft, ob eine besondere kutikulare Membran überhaupt vorhanden ist und ob nicht vielmehr die protoplasmatische Zellwand resp. die Fibrillen selbst den inneren Grenzkontur darstellen.“ Trotzdem bestreitet er nicht die theoretische Möglichkeit des Vorkommens eines Endothels bei den großen, ganz ausgewachsenen Monascidlien.

1902 will HUNTER bei der *Molgula manhattensis* ein zelliges Endokard nachgewiesen haben; seine Figur stützt aber diese Behauptung in keiner Weise.

1903 findet HEINE bei Salpen ein Endothel, welches dem Myokard nicht dicht anliegt, sondern durch ein zartes, sehr fein gefasertes Gewebe von ihm getrennt ist. Er weist für die *S. africana-maxima*, *S. bicaudata*, *S. fusiformis* nach, daß es nur an der dem Kiemendarme zugekehrten Herzwand entwickelt ist, während es bei der *S. mucronata* fehlt und durch die Raphe repräsentiert wird. Es soll mit der endothelialen Gefäßauskleidung zusammenhängen. Auch will der Autor Zellgrenzen in demselben nachgewiesen haben. Ueber die Beziehungen zwischen dem feingefaserten Gewebe, das unter dem Endothel liegt, zu letzterem spricht sich HEINE nicht klar aus. Betreffs der *Ciona* fand er kein Endothel, sondern nur einige amöboide Blutzellen, von denen er sagt, sie können „auf den Namen eines Endothels unmöglich Anspruch machen. Er glaubt: „Wie das Endothel der Blutbahn müßte auch ein Endothel innerhalb des Cionaherzens von denselben amöboiden Blutzellen aus seinen Anfang nehmen.“

I. Salpen: Auf einem Querschnitt durch das Herz der *S. africana-maxima* sehen wir, daß an den Umschlagsrändern die

Muskellagen beider Seiten sich nicht berühren, sondern daß zwischen ihnen ein freier Raum bleibt, welcher durch Bindegewebe ausgefüllt wird. Für *S. pinnata* würde man das nicht auf allen Schnitten konstatieren können, da, wie wir oben gesehen haben, stellenweise eine Verwachsung beider Herzwandseiten eintreten kann. Dagegen zeigen Embryonen dieser Form (Textfig. 10) noch einen gleichmäßig breiten, durch Bindegewebe ausgefüllten Spalt. Man kann sich davon überzeugen, daß dieses Bindegewebe dieselbe Struktur besitzt wie dasjenige, welches außen das Perikard umgibt, also wie das gewöhnliche Körperbindegewebe. Das die Raphe bildende Gewebe breitet sich aber auch noch weiter ins Herzinnere aus. Bei *S. maxima* reicht es an der dem Darne zugekehrten Seite sehr weit ins Lumen hinein, als eine anfangs breite Lage, welche, immer schmaler werdend, etwa gegen die Herzmitte hin zu verschwinden scheint. Auf der

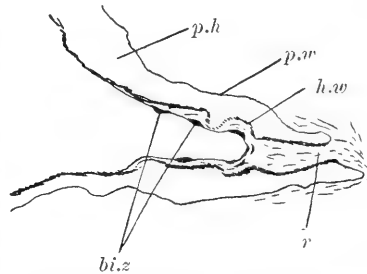


Fig. 10. *S. pinnata* solit.; Embryo 27 mm, Herzraphe. 180 : 1.

anderen Herzseite hingegen scheint es alsbald aufzuhören. Bei *S. pinnata* dagegen finden wir, sowohl bei den Embryonen mit noch durchaus offener, als auch beim erwachsenen Tier mit teilweise geschlossener Raphe, daß das Bindegewebe hier zunächst an der inneren (der Herzhöhle zugekehrten) Seite der Umschlagslinie eine mächtige Ansammlung bildet, welche sich allmählich verschmälert, und zwar nach beiden Seiten hin etwa gleich schnell (Textfig. 3 u. 10). Während also bei *S. africana-maxima*, *S. bicaudata* und *S. fusiformis*, wie HEINE angibt, und wie ich dies sowohl nach Ausbreitungspräparaten, als auch nach Schnitten bestätigen kann, das Bindegewebe, oder wie HEINE sich ausdrückt, die zarte, Endothel und Muscularis trennende Mesenchymschicht auf der einen Herzseite die größte Mächtigkeit erlangt und vor der Raphe keine besonders dicke Schicht bildet, ist es bei *S. pinnata* vor der Raphe ganz besonders mächtig ausgebildet. Dafür aber begleitet es bei *S. pinnata* auf beiden Seiten die Herzwand scheinbar nur auf etwa  $\frac{1}{5}$  ihres Umfanges. Die Struktur dieses Bindegewebes wie auch desjenigen, welches z. B. das Perikard umgibt (vergl. Fig. 1 mit 5a) macht durchaus den Eindruck einer gallertigen homogenen Grundmasse, in welcher nicht allzu

zahlreiche Fasern verlaufen, welche bei Chromsäure oder FLEMINGScher Fixierung sich mit Erythrosin intensiv rot färben. Die Fasern können verschieden angeordnet sein: bei *S. maxima* solit. sind sie lang gezogen und wellig, in anderen Fällen können sie mehr retikulär verlaufen (*S. bicaudata*), wie dies auch HEINE auf seiner Fig. 40 dargestellt hat. Immerhin schien mir die Struktur je nach der Konservierung und Färbung so stark zu variieren, daß ich es nicht für allzu wichtig halte, die Unterschiede, welche bei den von mir untersuchten Species (*S. africana-maxima* solit., *S. bicaud.* greg., *S. fusif.* greg., *S. pinnata* solit. und greg.) bemerkt werden konnten, anzugeben. Diese Bindegewebsfasern zeigen nun gegen das freie Herzlumen zu und, wenn auch immer weniger stark ausgesprochen, an der Grenze zwischen Bindegewebsschicht und fibrillärer Lage der Muskulatur stärkere Verdichtung, während sie in den mittleren Partien viel lockerer angeordnet sind. Diese stärkere Verdichtung der Bindegewebsfasern am Herzlumen stellt sich auf Schnitten als eine sich mit Erythrosin stark rot färbende Linie dar (Fig. 5a). Diese Linie ist nicht überall gleich breit; da man sie aber auf allen Schnitten nachweisen kann, ist sie der Ausdruck einer Membran, nämlich einer aus Bindegewebsfasern zusammengesetzten „Grenzmembran“ des Bindegewebes gegen die sich bewegende Blutflüssigkeit. Wir sehen, wie von ihr in das darunter liegende Bindegewebe feine Fasern abgehen, wie sie oben beschrieben wurden (Fig. 5a). Vergleichen wir die Begrenzung eines Gefäßes oder auch die anfangs erwähnte Membran, der die Perikardialzellen aufsitzen (Fig. 1), mit dieser im Herzen vorkommenden Lamelle, so können wir zwischen beiden keine irgendwie hervortretenden Unterschiede feststellen. Eine ebensolche lokale, durch physiologische Verhältnisse bedingte, aber morphologisch unselbständige Faserverdichtung stellt auch die von HEINE (Taf. XXXI, Fig. 32) beschriebene zarte Bindegewebsmembran dar, welche den Spalt zwischen den Umschlagsrändern von außen schließt. Ich glaube, HEINE ist auch ganz derselben Meinung, da er sagt: „sie entsteht zweifellos durch Differenzierung der in der primären Leibeshöhle vorkommenden zarten Mesenchymfasern.“ Man kann diese Membran wenigstens für *S. maxima* auf jedem Eisen-Erythrosinpräparat aufs schönste nachweisen.

Betrachtet man nun eine Stelle im Herzen, an welcher das Bindegewebe sehr stark abgenommen hat, z. B. bei *S. maxima* eine Stelle in der Nähe der Umschlagslinie, an der dem Darne abgewandten Seite (Fig. 5a) oder einer sehr weit von der Raphe

entfernten Stelle, auf der ihm zugewandten Seite, so sieht man, wie die Fasern in der spärlicher und spärlicher werdenden Grundsubstanz einander immer näher rücken, während zugleich die innere, dem Lumen zugekehrte Membran sich ebenfalls der Muskulatur in demselben Maße nähert, als die Grundsubstanz schwindet. An einer solchen Stelle sieht man dann besonders deutlich, wie die Bindegewebsfasern sich zunächst mit der Membran unterflechten, bis schließlich die Membran selbst, die Einzelfasern des Bindegewebes, und die Verdichtung derselben auf der Muskulatur zu einem einheitlichen Streifen verschmelzen. Diesen Streifen (Fig. 5b) sieht man als einheitlichen, faserigen, roten Saum eng der Muskulatur angelagert weiterziehen. Wennschon er stellenweise nicht deutlich war, ist man doch wohlberechtigt, anzunehmen, daß er das ganze Herz als kontinuierliche Membran überziehe, da man ihn immer wieder auftauchen sieht, und da das Eisenhämatoxylin meist nicht ganz regelmäßig ausgezogen wird und daher die rote Farbe des Erythrosins nicht überall deutlich hervortreten läßt.

An der Stelle, an welcher das Bindegewebe die Raphe bildet und mächtig entwickelt ist, sowie in unmittelbarer Nähe derselben sieht man ab und zu einzelne Bindegewebszellen eingestreut; sie liegen dann meist in der der Muskulatur anliegenden Verdichtungsmembran, werden hier unter Umständen von einer Art Kapsel umgeben, welche ebenfalls nur aus verdichteten Bindegewebsfasern besteht (Fig. 5a). Sehr häufig nun sind die Zellen in dem inneren, dem Herzlumen zugekehrten Saum — jedoch nur solange derselbe noch Bindegewebe unter sich führt. Sobald er zu der dünnen Membran geworden ist, sind auch keine Zellen mehr in ihm vorhanden (vergl. Fig. 5a u. 5b). Höchstens kann ich in ihm anfangs, solange er noch verhältnismäßig breit ist, eine oder die andere Zelle vorfinden. Die Zellen stellen sich als Prominenz von hellem Plasma mit großem, etwas länglichem Kern dar. Die Kerne zeigen oft die prachtvollsten Mitosen (Fig. 25). Ich möchte hier einschalten, daß diese Zellen wegen ihres hellen Plasmas ohne Granula und ihrer großen, meist ovalen Kerne von den Amöbocyten, die sich etwa der Wand angelagert haben, bei einiger Uebung leicht zu unterscheiden sind. Solche Amöbocyten können überall in die Bindegewebsschicht eindringen, wo man sie dann oft sehr dicht an der Muscularis findet. Sie sind auch dann stets an ihren stumpfen Lobopodien und ihrem kleinen, dunkleren Kerne kenntlich. Man vergleiche z. B. Fig. 39a mit Fig. 25—27 einer- und Fig. 32: 3,4 andererseits. Außer direkt in der Gegend der Raphe

fand ich die Bindegewebszellen niemals unter der Verdichtungsmembran, sondern nur Amöbocyten.

Ergänzen wir obige Befunde durch die Beobachtung an Ausbreitungspräparaten, so ergibt sich folgendes: Ist das Herzlumen aufwärts gekehrt, so sehen wir bei höchster Einstellung eine homogene Membran, in welcher bald mehr, bald weniger Zellen liegen. Unter derselben folgt ein Fasernetz, in dem nur höchst selten eine Bindegewebszelle von sehr verschiedener Form nachgewiesen werden kann, und dann erst wird die Muskelfibrillenschicht sichtbar. Die zellenführende Membran (Fig. 25, 26a, 27a, 27b) ist der oben auf dem Querschnitt gesehene rote Saum, die darunter liegende Schicht dagegen die Bindegewebslage.

Auf Flächenpräparaten stellen sich die der Membran eingelagerten Zellen als typische Bindegewebszellen dar; sie sind bald mehr langgestreckt, bald mehr rundlich, aber stets mit langen, spitzen Fortsätzen versehen, welche sich in der Membran verlieren. Diese Fortsätze verbinden sich untereinander und bilden so ein oft außerordentlich vielmaschiges Netzwerk feinster Fasern. Die Form der Zellen ist für die einzelnen Species nicht sehr charakteristisch; die Fortsätze können stärker entwickelt sein, und ihnen gegenüber kann der Körper selbst zurücktreten, ein Verhalten, das bei *S. pinnata* häufiger ist (Fig. 26a u. b) als bei *S. maxima*. Bei *S. bicaudata* (Fig. 27a u. b) ist die Tendenz, stärkere Fortsätze auszusenden, weniger stark ausgesprochen, wie auch HEINE fand. Am wenigsten dicht liegen die Zellen bei *S. fusiformis*, der kleinsten untersuchten Art, dichter bei den anderen. Wichtig aber ist für uns, daß der Abstand zwischen den Zellen in demselben Herzen viel beträchtlicheren Schwankungen unterliegt, je nach der Zone, welche man gerade vor sich hat, wie in etwa entsprechenden Zonen am Herzen verschiedener Species. Am engsten aneinander liegen die Zellen stets in der Gegend der Raphe, und von da an wird die Lagerung eine immer lockerere, bis schließlich, wenn das gesamte Bindegewebe sich auf die dünne, rote Membran reduziert hat, überhaupt keine Zellen mehr in derselben vorkommen. In der Gegend der Raphe fand ich sie am dichtesten bei *S. bicaudata*; hier können sie oft so eng aneinander liegen, daß sich die Zelleiber berühren. An solchen Stellen (Fig. 27a\*) also würde ein Uebergang aus der typischen Bindegewebsanordnung in eine epitheliale Anordnung stattfinden. Ich sah oft genug 3, 4 oder mehr Zellen derartig eng aneinander liegen.



Hierdurch kommt es natürlich zur Bildung von Zellgrenzen, d. h. Grenzlinien zwischen zwei Plasmakörpern. Solche Zellgrenzen verlaufen aber nicht als dunkle, schwarze Linien zwischen den feinen Zellfortsätzen der Plasmakörper, wie dies HEINE (Fig. 33) einzeichnet, sondern an ihnen stoßen tatsächlich Plasmamassen aneinander.

Von diesen echten Zellgrenzen abgesehen, gelang es mir niemals, weder mit Eisenhämatoxylin noch mit Goldchlorid (auch nicht bei Vorvergoldung der frischen Gewebe) noch mit der von SEELIGER angegebenen Lösung von 0,1 g Methylenblau auf 100 H<sub>2</sub>O, welche ich 2—48 Stunden anwandte, auch nur Spuren jener schwarzen, dicken Linien nachzuweisen, welche HEINE als Zellgrenzen bezeichnet. Ich betone ausdrücklich, daß Parallelfärbungen zwischen den Perikardialzellen derselben Individuen sowie zwischen den Muskelfasern an denselben Präparaten die Zellgrenzen mit aller nur wünschbaren Schärfe hervortreten ließen. Ich muß also HEINES Angaben, daß es sich hier um ein sog. „typisches Endothel“ (im Sinne der Histologen) handle, aufs entschiedenste entgegen treten und annehmen, daß jener Autor sich (vielleicht durch die Verästelungen der Zellen oder die Bindegewebsfasern?) irgendwie hat täuschen lassen.

Gestützt auf meine Präparate halte ich also die zwischen den Plasmakörpern vorhandenen Zwischenräume für nicht durch Kontraktion der ersteren entstanden, sondern sehe sie als durch wirkliche Bindegewebsgrundsubstanz ausgefüllt an. Dies ist die bereits



Fig. 11. *S. maxima greg.*; „Endokard“ ausgebreitet nach dem Lebenden. Immers. 2 mm, Ap. 1.30, Komp.-Ok. 4 auf  $\frac{1}{2}$  verkl. 250:1.

durch SCHULTZE (1901) auf Grund frischer Ausbreitungspräparate an *S. pinnata* geäußerte Ansicht. Auch an beistehender Textfig. 11, welche nach dem Lebenden mit dem Apparat gezeichnet ist, kann man sich überzeugen, daß die Zwischenräume viel zu beträchtlich und zu unregelmäßig für solche zwischen „Endothelzellen“ sind. Ich weiche insofern etwas von SCHULTZE ab, als er von einer Bindegewebsmembran spricht und einem darunter liegenden Fasernetz, während ich die Bindegewebsmembran für nichts morphologisch Spezifisches, sondern lediglich für eine Verdichtung der Bindegewebssubstanz, welche auch die Fasernetzlage bildet, halte und

diese beiden Lagen in eine kernlose, das ganze Herz (vielleicht bis auf einige durch Reißen entstandene Lücken) auskleidende Membran übergehen lasse.

Auf die Konsequenzen dieser Auffassung muß ich im allgemeinen Abschnitt eingehen.

II. Ascidien. Es handelte sich hier darum, zu entscheiden, ob, wie ROULE behauptete, ein wirkliches Endothel vorhanden sei, oder nur eine homogene zellenlose Membran, und falls dies der Fall, welche Bedeutung dieser Membran zukommen könnte; oder ob schließlich, wie SEELIGER dies wenigstens für einzelne Formen annehmen zu müssen glaubt, nur durch die Plasmakörper der Muskelzellen, welche sich zwischen die Fibrillenbündel drängen, eine solche Membran vorgetäuscht wird.

Ich konnte bei allen untersuchten Formen: *Clavelina Rissoana*, *Ciona intestinalis*, *Cynthia papillosa*, *Styela gyrosa*, *Ascidia mentula*, *Asc. cristata* und *Asc. fumigata* eine innere Schicht erkennen, und zwar in Gestalt einer Bindegewebsmembran, in welcher keine Kerne nachzuweisen sind. Die Membran ist auf Schnitten meist nicht über sehr große Strecken nachweisbar, weil die Muskelfibrillenbündel meist schräg zur Schnittebene stehen und dadurch, daß sie schief ins Herz vorragen, die Kontur unregelmäßig, ausgezackt gestalten. Hingegen ist die Bildung auf Ausbreitungspräparaten wohl immer zu erkennen, besonders aber an den Ecken derselben sieht man häufig — genau wie dies bereits für das Perikard beschrieben wurde — daß die Mehrzahl der Muskelfasern sich von der Membran abgelöst hat und nur einzelne an ihr haften bleiben. In diesen Fällen ist die Membran sehr deutlich als homogene dicke Schicht, an der niemals Zellgrenzen nachweisbar sind, zu erkennen, hingegen kann ihr das koagulierte Blutserum oft in eigentümlich geformten Linien anhaften; vielleicht ist darauf ROULES irrthümliche Angabe, daß bei *Ciona* mit  $\text{AgNO}_3$  ein „Endothel“ sichtbar gemacht werden könne, zurückzuführen; auch die Membran selbst kann leistenförmige Vorsprünge zeigen (siehe *Asc. fumigata*).

HERRMANN, mit dessen Befunden sich meine in allen wesentlichen Punkten decken, gibt bereits 1882 an, daß die Membran sich in die alleinige innere Auskleidung der Gefäße fortsetze. — Der sichere Nachweis hierfür scheint sich sehr schwer führen zu lassen. Nachdem ich lange bei *Ciona* und den anderen Formen niemals ganz einwandfreie Stellen erhalten hatte, fand ich an *Ascidia fumigata* ein sehr günstiges Objekt, bei welchem die Binde-

gewebsmembran außerordentlich dick ist: man kann sich an ihr mit aller Sicherheit davon überzeugen, daß in der Tat die Membran sich in das die Gefäße bildende Bindegewebe fortsetzt (Fig. 28b). Daß die dicke innere Schicht etwa durch das Plasma der Muskelzellen hervorgerufen würde, ist ganz ausgeschlossen, da dieses Plasma sich durchaus anders färbt (Fig. 28a u. b). Sobald die Membran ins Herz eingedrungen ist, kommen in derselben keine Bindegewebszellen mehr vor; hingegen sieht man derselben oft ganze Massen von Blutkörperchen angelagert. Die Membran scheint meist gegen das Herzlumen nicht glatt, sondern sie sendet gegen dasselbe immer mehr oder weniger dicke, spitze, oft sehr lange Fortsätze aus, welche sich auf Ausbreitungspräparaten als ein Flechtwerk sich unregelmäßig durchkreuzender, leistenartig vorspringender Bildungen darstellen, die durch daran haftendes koaguliertes Blut noch verstärkt werden (Fig. 28a). Bei *Asc. fumigata* war die Membran stets dann unzweideutig nachweisbar, wenn die Muskelfasern nicht gerade derartig getroffen waren, daß eine unregelmäßige Ausfaserung derselben zu stande kam.

Bei *Clavelina* kommt, wie schon erwähnt, eine sehr mächtige Bindegewebssäule unter der indifferenten Linie vor (Fig. 17). Man kann nun konstatieren, daß dieses Bindegewebe von derselben faserigen Konsistenz ist wie dasjenige im Salpenherzen; aber auch hier fehlen Bindegewebsszellen vollkommen, soweit ich mich davon überzeugen konnte. Auf günstigen Ausbreitungspräparaten erkennt man, daß 1) der Bindegewebsstrang mit der dünnen Membran, welche das Herz auskleidet, zusammenhängt, und 2) daß derselbe in das das Perikard umgebende Bindegewebe unmittelbar übergeht. Durch die dicke, unter der indifferenten Linie vorhandene Bindegewebssäule ist übrigens *Clavelina* die einzige Form, bei welcher dieses Gebilde auch auf Schnitten verhältnismäßig leicht erkannt werden kann. Die Ausbildung der Bindegewebsmembran selbst erinnert an die der Salpen; sie findet sich nämlich als dicke, sofort auffallende Schicht nur auf der Seite der Bindegewebssäule unter der indifferenten Linie, welche der Raphe zunächst gelegen ist. Als solche mag sie also etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  des gesamten Herzens auskleiden. In der anderen größeren Herzhälfte dagegen ist die Membran nur als dünnes, meist nicht deutlich bemerkbares Häutchen vorhanden. Daß sie auch hier nicht fehlt, geht schon daraus hervor, daß von der dicken Bindegewebssäule unter der indifferenten Linie stets eine Art Lappen abgeht, der sich der Muskulatur innig anlegt, und dessen Ende niemals be-

merkt werden konnte. Ebenso geht auch von der Raphe aus das Bindegewebe in die dünne Membran über, indem es sich der eigentlichen Herzwand aufs engste anschmiegt. — Die innere Bindegewebsschicht ist auch bei *Clavelina* durchaus eine zellenlose Membran (in der Raphe selbst können sich natürlich noch Bindegewebszellen finden), doch sind sowohl in der Säule als auch in dem dicken Teil der Membran eingedrungene Amöbocyten, die häufig mit großen Vakuolen versehen sind, sehr verbreitet. Diese Amöbocyten kommen auch sonst im Bindegewebe der *Clavelina* häufig vor. Sie fallen unter denselben Gesichtspunkt, wie die oben bei *S. maxima* erwähnten Amöbocyten in der inneren Bindegewebsschicht des Salpenherzens, d. h. sie gehören nicht zur Membran (vgl. Fig. 39a u. b).

Da, wie wir gesehen haben, bei *Ascidia fumigata* die Kontinuität der Bindegewebsschicht des Herzens mit der Gefäßwand mit aller Sicherheit nachweisbar ist, und da ferner auch bei Salpen an von der Raphe entfernten Teilen das Bindegewebe in eine ebenso gebaute, kernlose Membran übergeht, so wird man wohl die folgende Auffassung als durchaus berechtigt anerkennen: Im Herzen der Ascidien findet sich eine Membran; dieselbe besteht aus Bindegewebe, aus welchem sich die Kerne aus irgend welchen Gründen zurückgezogen haben. Sie ist der inneren Bindegewebsschicht im Salpenherzen homolog.

### Gefäße.

Der Bau der Gefäße soll hier nur so weit behandelt werden, als er zum Verständnis des Herzbaues nötig ist.

Die Verhältnisse der Gefäße von *S. maxima* und *S. pinnata* wurden an Schnitten durch die Gefäße unter dem Endostyl, in der Kieme und durch die jederseits vom Herzen abgehenden großen Bahnen untersucht. Der Bau dieser Gefäße ist außerordentlich einfach. Sie sind nichts als Lücken im Bindegewebe, welche von einer Lamelle umgeben werden, die sich genau so verhält, wie die Membran, welche das „innere Bindegewebe“ des Herzens nach innen abschließt (Fig. 1). Diese Lamelle ist also nur eine Verdichtungsmembran der Fasern des umgebenden Bindegewebes.

Ab und zu findet man in der Membran Zellen, welche denselben Bau zeigen wie die Zellen der „inneren Bindegewebsschicht“ des

Herzens. Sie bilden nichts Endothelähnliches: bei den größeren Gefäßen finden sie sich durchaus nicht auf dem ganzen Querschnitt regelmäßig verteilt, sondern häufig genug sind sämtliche Kerne auf nur  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{5}$  desselben zusammengedrängt, während der übrig bleibende größere Teil jeder zelligen Umgrenzung bar ist. In kleineren Gefäßen trifft man häufig auf einem Schnitt eine Wandzelle, während eine ganze Reihe weiterer Schnitte überhaupt keine Wandzellen zeigen. Eine derartige Anordnung schließt aber von vornherein den Begriff eines „Endothels“ (in dem Sinne, wie man ihn gewöhnlich braucht) aus. Die kleinsten Gefäße weisen meist auf sehr vielen hintereinander liegenden Schnitten überhaupt keine Wandzellen auf; sie sind häufig kaum so weit, daß ein Blutkörperchen sich hindurchzwängen kann, und die Anwesenheit eines solchen verrät oft allein das Vorhandensein eines Gefäßes.

Da aber SEELIGER an großen Monascidien durch seine Methylenblaumethode ein „Endothel“ nachweisen zu können glaubte, scheint es mir nicht unnötig, folgende Beobachtung anzuführen, nach welcher wenigstens für *S. bicaudata* das Vorkommen jeglicher endothelähnlichen Bildung (im Sinne der Histologen) auszuschließen ist. Während meines Aufenthalts in Villefranche waren bei allen jungen Ketten von *S. bicaudata* und *S. africana* die 5—10 kleinsten, d. h. jüngsten Individuen hellgelb gefärbt. Herr Dr. DAVIDOFF war so gütig, mir mitzuteilen, daß diese Erscheinung sehr häufig sei, daß er sie für durch Infektion zu stande gekommen halte, und daß diese, da stets nur an jungen Ketten die jüngsten Tiere infiziert erscheinen, wahrscheinlich beim Loslösen der Kette vom Stolo des Muttertieres erfolgen müsse. Ich pflichte dieser Ansicht durchaus bei. — Eine nähere Untersuchung ergab, daß der Sitz der Infektion bei beiden Arten ein ganz verschiedener war. Bei *S. maxima* fanden sich die gelben, die Farbe bedingenden Körnchen ausschließlich in den Zellen der Pharynxwand. Sie füllten dieselben gefropft voll aus und ergaben Bilder, auf welchen die polygonale Zellform derselben durchaus deutlich hervortrat. Bei *S. bicaudata* hingegen war die Färbung auf die Gefäße beschränkt; es färbten sich nur deren Wandzellen, wodurch die Gefäße als zierliches Flechtwerk hervortraten (Fig. 29). Wodurch diese Electivität bewirkt wurde, kann ich nicht sagen. Jedenfalls aber erschienen die infizierten Gefäßwandzellen als gebildet aus verhältnismäßig kleinen, sehr verschieden gestalteten Zelleibern, von denen außerordentlich lange, sich verästelnde Fortsätze ausgingen. Diese Fortsätze traten infolge der gelben Körner sehr deutlich

hervor, sie zeigten von Zeit zu Zeit Varikositäten (Fig. 30); auch verflochten sich Fortsätze verschiedener Zellen untereinander. Die Körner selbst waren sehr klein, meist unter  $1\ \mu$  im Durchmesser, fast immer waren sie zu mehreren zusammengeballt. — Ich glaube, durch diese Beobachtung am Lebenden den Beweis erbracht zu haben, daß wenigstens bei den Salpen die die Gefäße auskleidende Schicht aus typischen Bindegewebszellen besteht.

Ueber die Gefäßwandung der Ascidien existiert eine ausgedehntere Literatur. Bereits HELLER beschrieb bei *Ascidia mentula* und *Styela* die Gefäße genauer. Wenn er aber bei ersterer Form findet, daß das rechtseitige Kiemengefäß quergestreifte Muskulatur aufweise und in einem Sack, ähnlich dem Perikard, eingeschlossen sei, so ist dies nur dadurch erklärbar, daß er den vorderen, etwas verschmälerten und eine andere Richtung einschlagenden Herzteil mit einem Gefäße verwechselte. Hingegen ist wichtig, daß er an allen großen Gefäßen der *Styela* deutliche, glatte Muskelzellen erkannte. Auch konnte 1876 R. HERTWIG schon konstatieren, daß gewisse am Darm verlaufende größere Gefäßstämme „eine zirkuläre longitudinale Anordnung von Muskelfasern zeigen, die ganz den glatten Fibrillen des Hautmuskelschlauches gleichen und nur als ein dem Gefäßsystem sich anschmiegender Teil desselben aufzufassen sind“. Ferner sagt er, daß bei *Cynthia* die Sinus einen Zellenbelag zeigen, den er nicht als Gefäßepithel zu bezeichnen wage, da die Zellen nicht häufiger seien „als die Bindegewebszellen, welche auf einem gleichen Raum liegen würden“. Er faßt sie als in nur einer Fläche ausgedehnte Bindegewebszellen auf. Diese alte histologische Beschreibung scheint mir immer noch die bis jetzt beste zu sein, wenschon mir die weitere Angabe, daß bei Verminderung des Gefäßlumens die Lagerung der Zellen eine engere werden soll, nach allem, was mir von den Salpen her bekannt ist, höchst unwahrscheinlich vorkommt.

DELLA VALLE findet (1882), daß bei den zusammengesetzten Ascidien das Blut zwar bestimmte Bahnen einhält, aber er konnte niemals auch nur Spuren von Gefäßwandungen entdecken.

Wenschon ROULE seine Darstellung mit den Worten beginnt: „Ces canaux dans lesquels circule le sang sont des vides à l'aspect irrégulier creusés dans la masse du tissu conjonctif, et ne possédant jamais sauf le cœur, de parois propres dont la structure soit différente de celle du tissu conjonctif environnant“, gibt derselbe später doch an, daß ihre Wand aus einem Endothel von großen platten Zellen bestehe, welche er auch abbildet.

Außerdem bestätigt er das Vorkommen von Muskelfasern für diverse große Gefäße der Ciona.

VAN BENEDEN und JULIN behaupten (1887), daß alle Gefäße der Tunikaten eigener Wandungen entbehren, was von MAURICE (1888) wenigstens für die Synascidie *Fragaroides aurantiacum* bestätigt wurde.

SEELIGER dagegen schreibt sehr richtig: „Das gesamte Gefäßsystem stellt lediglich die Lückenräume der primären Leibeshöhle dar, die durch Bindegewebe und eine gallertige Zwischensubstanz nicht erfüllt werden.“ Hiermit ist das ganze periphere Gefäßsystem der Tunikaten vollauf charakterisiert. Sehr häufig soll nun aber bei den größeren Monascidien auch in den kleineren Bahnen ein „Endothel“ vorkommen, das durch die das Lumen umgebenden Bindegewebszellen gebildet werden soll. Während nun SEELIGERS Schnittbilder durchaus mit meinen Befunden übereinstimmen, konnte ich derartige polygonale Endothelzellen, wie er sie auf seiner Fig. 9, Taf. XXV, angibt, niemals auf Ausbreitungspräparaten wahrnehmen. Allerdings sind die Zellgrenzen in der Figur nicht so scharf eingezeichnet wie bei HEINES Abbildung des „Endokards“. Ich glaube gerade wegen dieser eher angedeuteten Zellgrenzen, daß SEELIGER durch darunter liegende Bindegewebsfasern resp. Grenzen von Muskelzellen getäuscht worden ist. Im übrigen findet auch SEELIGER in den Gefäßen Muskelfasern, und zwar sowohl in Gruppen als auch in einer mehr einheitlichen Lage; er betrachtet sie im Gegensatz zur Herzmuskulatur als mesenchymatischer Herkunft.

Stellenweise soll sich zwischen Endothel und Muskelschicht spärliches Bindegewebe schieben, „das aber wohl niemals eine vollkommene Mittelschicht bildet, sondern auf vereinzelte indifferente Mesenchymzellen beschränkt bleibt“. In den kleineren Gefäßen sollen die Muskelfasern direkt mit dem Blutstrom in Berührung kommen, ohne daß ein Endothel zur Entwicklung käme.

Ich kann nun SEELIGERS Befunde — bis auf die Endothelfrage — im wesentlichen bestätigen für die großen, vom Herzen ausgehenden Stämme und für mittlere und kleinere Gefäße von *Asc. mentula*, *cristata*, *fumigata*, *Styela* und *Ciona*.

Die Gefäße sind nichts als Lückenräume im Bindegewebe, um welche dasselbe, ganz wie bei Salpen, eine sich mit Eisen-Erythrosin rot färbende Verdichtungsmembran gebildet hat. Auf diese Membran haben sich einzelne Bindegewebszellen zurückgezogen, genau wie bei den Gefäßen der Salpen. Und nun legen

sich diesen Wandungen in mehr oder weniger großer Entfernung glatte Körpermuskelfasern an. Ihre Anordnung ist sehr verschieden; ich habe zwischen ihnen und dem Gefäßhohlraum häufig noch ein breites Bindegewebsband gesehen, während dicht daneben an demselben Gefäße (vom Herzen entspringender großer hypobranchialer Stamm von *Asc. fumigata*) die Muskelzellen sich derart in das Gefäßlumen vordrängten, daß ihre langen Kerne direkt an dasselbe zu liegen kamen. Die Muskelzellen liegen meist in nur aus wenigen Individuen bestehenden Bündeln geordnet, zwischen den einzelnen Fasern solcher Bündel kann man ab und zu sogar noch die anderen Bindegewebskerne, resp. Bindegewebszellen bemerken. Die Muskelbündel liegen sehr unregelmäßig: oft verlaufen sie auf demselben Schnitte an der einen Gefäßseite der Länge nach, an der gegenüberliegenden Seite hingegen sind sie quer getroffen, oder sie können sich sogar durchflechten. Für die großen vom Herzen abgehenden Gefäße schien mir allerdings die quere Anordnung der Muskelfasern, die also eine Art Ringmuskulatur ergeben würde, die verbreitetste zu sein.

Die Muskelzellen selbst führen ein einziges grobes Bündel kontraktiler Substanz, welches immer durchaus glatt ist. Demselben liegt an einer Stelle etwas undifferenziertes Plasma an, welchem ein meist außerordentlich langer, dünner Kern eingebettet ist. Der Kern schmiegt sich der kontraktilen Faser eng an. Diese selbst erscheint sehr häufig etwas wellig; sie färbt sich mit der Eisenhämatoxylin-Erythrosinmethode sehr verschieden und läßt meist Andeutungen einer schwachen Längsstreifung, d. h. eines fibrillären Baues erkennen. — Wie man aus meiner Fig. 31a, b sieht, stimmen die Fasern, welche die Gefäße umgeben, durchaus mit SEELIGER's Abbildung 6, Taf. XXV (Muskelfibrillen von *Cynthia*), überein.

Das die Gefäße als eigentliche Wand umkleidende Bindegewebe wurde schon oben charakterisiert. Sehr wichtig ist besonders die im vorigen Abschnitt mitgeteilte Tatsache, daß HERRMANN'S Angabe, gemäß welcher die innere Schicht des Herzens mit dem Bindegewebe der Gefäße zusammenhängt, durchaus bestätigt werden konnte, da hierdurch wohl bewiesen sein dürfte, daß auch die innere Schicht des Herzens Körperbindegewebe und also eine von der Herzmuskulatur durchaus unabhängige Bildung ist. Schon oben wurde auch erwähnt, daß die dem Gefäßlumen anliegenden Zellen nicht nur dem Bindegewebe zugehören, sondern daß sie auch in den großen Gefäßen bereits durchaus unregel-



mäßig angeordnet sind. So möchte ich denn für sie den von SEELIGER gebrauchten Namen „Endothel“ durchaus vermeiden und sie schlechtweg als „die Gefäße begrenzende Bindegewebszellen“ bezeichnen. — Ich stimme SEELIGER durchaus darin bei, daß die Bindegewebszellen bei den Ascidien nicht leicht von etwaigen der Wandung anliegenden Blutkörperchen unterschieden werden können. Trotzdem, und wenn auch beides, Blutkörperchen und Bindegewebszellen, auf embryonales Mesenchym zurückgeführt werden muß, sind doch ausgebildete Blutkörperchen und ausgebildete Bindegewebszellen verschiedene Dinge, und eine Anlagerung von Blutkörperchen darf nicht mit den von Anfang an die Begrenzung des Gefäßes darstellenden Bindegewebszellen verglichen werden. Ich bin daher mit folgendem Passus SEELIGERS nicht einverstanden: „Ich habe eben das die Blutbahn begrenzende Endothel aus Zellen des Bindegewebes abgeleitet, und sicher wird das in vielen Fällen zutreffend sein. Andererseits muß aber allerdings auch zugegeben werden, daß amöboide Blutzellen zur Bildung feiner Endothellamellen zusammentreten können, um auf kleinere oder größere Strecken die Blutsinus zu umgrenzen.“

### Blutzellen.

Da über die Salpen fast keine modernen Untersuchungen vorliegen, während die Ascidien ziemlich gut durchgearbeitet sind, habe ich selbst nur die Verhältnisse bei ersteren genauer ins Auge gefaßt.

Ueber die Ascidien besitzen wir außer den Angaben DE LACAZE-DUTHIERS' (*Anurella roscovita*), DELLA VALLES (zusammengesetzte Ascidien), ROULES (*Ciona int.*) und MAURICES (*Fragaroides aurantiacum*) noch die Beobachtungen HELLERS an einer Reihe Monascidien, die er frisch untersuchte. An neueren Untersuchungen liegt, neben der Darstellung RITTERS (1893) für *Perophora annectens*, besonders die ausführliche vergleichende Arbeit CUÉNOTS (1891) vor.

Zum Vergleich will ich hier CUÉNOTS Resultate anführen. Er unterscheidet bei der verhältnismäßig einfache Verhältnisse darbietenden *Asc. mentula*:

- 1) Amibocytes typiques, normaux: kleine Amöbocyten mit wenig Granulationen und deutlichen Pseudopodien.
- 2) Amibocytes à graisse: vorige, jedoch mit Fetteinschlüssen.

3) Amibocytes de réserve à vacuoles: mit einer großen Vakuole, oder deren mehreren, welche durch Teilung einer einzigen entstanden sind.

4) Amibocytes orangées: Färbung der Kieme bedingend, in dem Blute der übrigen Körperregion nur schwach oder nicht vertreten.

Dieselben Formen findet CUÉNOT bei der *Ascidia depressa*, jedoch gibt er außerdem noch an: „des cellules incolores, vésiculaires, non amiboïdes, dont le noyau pariétal est relié aux parois par des nombreux brides protoplasmiques.“ Er hält sie für wahrscheinliche Degenerationsprodukte der amibocytes de réserve à vacuoles. Er resumiert seine Befunde über eine Anzahl Species folgendermaßen: „En somme, on trouve dans le sang de toutes les espèces précitées (*Distomidae*, *Ascidiidae*, *Cionidae*, *Cynthiidae*) un certain nombre de formes se rapportant toutes aux amibocytes, présentant un caractère constant: l'accumulation de réserves nutritives.“ Bei einer in Bezug auf diese Dinge komplizierteren Form (*Ctenicella appendiculata*) findet er außer den „amibocytes typiques“ und deren Degenerationsformen, sowie den „amibocytes à graisse“ noch: „hématies“, zur Atmung verwendete Blutkörperchen. Er beschreibt sie als groß (bis  $45 \mu$ ), blasenförmig: „Le noyau pariétal est collé contre la membrane, qui fait légèrement saillie à cette place; il est relié aux parois par un certain nombre de prolongements protoplasmiques très fins . . . Les plus jeunes que j'ai pu trouver mesuraient  $10 \mu$ ; elles étaient parfaitement sphériques . . . A mesure qu'elles avancent en âge, la paroi se plisse légèrement, tout en conservant son élasticité, et les granules jaunes deviennent plus gros et moins nombreux.“ Ähnliches fand CUÉNOT für *Ascidiella aspersa*, *Rhopalona neapolitana* und *Styela glomerata*.

Ueber die Salpen liegt vor allem eine ältere ausführliche (1875) und eine kurze neue (1902) Darstellung TODAROS vor. In der älteren Arbeit leitet derselbe die Blutkörperchen aus Blutkörperchenmutterzellen, „ematoblasti“ ab, die in der Blutknospe entstehen sollen. Dieselben sollen sich in 2, 4, 8 u. s. w. blasige Teile zerlegen, in deren jedem er einen Punkt bemerkt, den er als Kern anspricht. Nachdem genügend derartige Bläschen entstanden sind, soll die Membran der Blutkörperchenmutterzellen platzen, und die einzelnen Bläschen, die inzwischen den Kern eingeblüßt haben, sollen frei werden und die eigentlichen Blutkörperchen darstellen.

Nach seiner neuen Mitteilung scheint TODARO jetzt seine früheren „ematoblasti“ auf ihren späteren Stadien als die eigent-

lichen Blutkörperchen anzusehen, denn er sagt: „I globuli sanguigni . . . si presentano sotto due fasi: in origine sono piccole cellule rotonde prive di membrana con un nucleo relativamente grande; quindi crescendo perdono il nucleo e presentano l'aspetto di moruli a motivo della ripartizione del loro protoplasma in piccoli campi poligonalì.

I Linfociti sono grandi cellule rotonde od ovali, senza membrana con cytoplasma chiaro e leggermente granuloso; hanno un piccolo nucleo e corrispondono ai cosiddetti fagociti.“

Bei *S. africana-maxima* fand ich folgende Hauptformen:

Typus I. Amöbocyten von ca. 7–10  $\mu$  Durchmesser, mit großem, blasenförmigem, hellem Kern; das Protoplasma sehr fein granuliert, aber ohne Einschlüsse; die granulierten Partie wie bei allen Amöbocyten von einem homogenen Saum umgeben (Fig. 32: 1, 2).

Typus II. Große Amöbocyten von 15–20  $\mu$  Durchmesser, mit kleinerem, meist in die Länge gestrecktem Kern, der sich intensiv schwarz färbt, das innere Plasma dicht mit feinen dunklen Granula erfüllt, eine äußere homogene Schicht deutlich (Fig. 32: 3).

Beide Typen halten das Erythrosin viel weniger stark fest als die übrigen; bei starkem Ausziehen desselben erscheinen sie in rein stahlblauer Eisenhämatoxylinfärbung.

Typus III. Große Amöbocyten von 15–20  $\mu$  Durchmesser, mit wenigen groben Granula, welche als deutliche runde Blasen sich darstellen. Die Granula färben sich, zum Unterschied jener des Typus II und der Vakuolen im Typus IV, mit Muchhämatein deutlich violett, so daß dann zwischen ihnen das Plasma als helles Maschenwerk erscheint. Während Typus II sehr verschiedene Formen annimmt, sind diese meist sphärisch. Kern wie bei Typus II (Fig. 32: 4).

Typus IIIa. Bläschengruppen, wie jene in den Amöbocyten Typus III, aber nicht im Zusammenhang; zwischen ihnen oft eine gebogene, kleine, längliche Masse, die aus sehr dicken Körnchen besteht oder sogar gleichmäßig schwarz erscheint. Wahrscheinlich stellt Typus IIIa ein Zerfallsprodukt des Typus III dar; die schwarze längliche Masse ist der Kern.

Typus IV. Kleine eigentliche Blutkörperchen von sphärischer Gestalt, ohne amöboide Beweglichkeit, mit großem, blasenförmigem Kern, der etwas kleiner ist als bei Typus I. Derselbe ist von einer relativ großen Plasmamenge umgeben, von welcher aus

breite, körnige Stränge gehen, welche große Vakuolen zwischen sich fassen (Fig. 32: 5 u. 6).

Typus IVa. Große, bläschenförmige, retikuläre, sphärische Blutkörperchen, ohne amöboide Bewegung, mit meist mehr oder weniger exzentrisch gelegenem Kern, um welchen eine oft kaum merkliche Plasmaschicht vorhanden ist. Kern oft sichelförmig, immer aber klein, schwarz, ohne weitere erkennbare Differenzierung, d. h. sehr saftarm. Plasma als feinstes Fachwerk um mächtige Vakuolen herum vorhanden. Bei noch ungefärbten Präparaten (Fig. 32: 10, *S. fusiformis*) sieht man, wie oft in einzelnen Vakuolen sich eine dichte Substanz von gelblicher Färbung findet; kleine Körnchen derselben können auch in die Plasmastränge versprengt vorkommen. Es ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß einzelne Vakuolen das Erythrosin noch viel stärker festhalten, als die anderen. Dieser Typus hat überhaupt zu Erythrosin größere Affinität als die übrigen, färbt sich aber in Muchhämatein fast nicht.

Typus IVb. Haufen großer Vakuolen, bald stärker, bald schwächer mit Erythrosin färbbar; zwischen ihnen ein Kernrudiment wie bei IVa; wahrscheinlich Zerfallsprodukte der letzteren. Beim Zerfall können Kernpartikelchen in die Vakuolen geraten, wodurch der Zerfall mit der Teilung durch Konitonie, wie sie bei Sporozoen vorkommt, eine gewisse Aehnlichkeit erhält. Der schwarze, freie Kernrest könnte gewissermaßen als dem Restkörper vergleichbar angesehen werden.

Typus V. Amöbocyten, ähnlich wie Typus I, aber mit einer oder nur wenigen großen Vakuolen; die Vakuole wächst, so daß schließlich der Plasmakörper ihr nur noch als kleine Sichel anhaftet, wobei der Kern sich meist stark verkleinert und saftarm wird. In den Vakuolen oft Einschlüsse, welche sich stark mit Erythrosin färben (Phagocyten?).

Typus Va. Endprodukte des vorigen. Sich nicht färbende, grünliche Vakuolen; machen durchaus den Eindruck abgestorbener Zellen. Kern meist noch erkennbar.

Die Häufigkeit der beschriebenen Formen ist im Herzblut und in dem der großen Gefäße eine sehr ungleiche. Am häufigsten ist Typus IVb, auf ihn mag folgen Typus II oder III, am seltensten sind Typus V und Va.

Diese Typen sind nach konserviertem Material aufgestellt. Nachträgliche Beobachtungen an frischen Geweben ließen mich aber erkennen, daß man auch am Lebenden die meisten Gebilde identi-

fizieren kann; so z. B. grob und fein granulierte Amöbocyten, Blutkörperchen des Typus IV, IVa, IVb. Ob grüngelb gefärbte Körper, neben welchen oft, vielleicht von ihnen abgelöste, gleichfarbige Kugeln lagen, dem Typus II, III oder V zugezählt werden müssen, konnte ich nicht feststellen; ebensowenig die Natur des grüngelben Farbstoffes (Fig 33).

Es scheint mir, daß die sub I genannten Amöbocyten, den „amibocytes typiques normaux“ von CUÉNOT, ferner den „piccole cellule rotonde prive di membrana“ TODAROS entsprechen. Ebenso sind wohl die „amibocytes à graisse“ und „de réserve à vacuoles“ CUÉNOTS, sowie die „grandi cellule rotonde od ovali senza membrana“ TODAROS meinen Typen II und III gleichzusetzen. Mein Typus IV und IVa scheint mir den „moruli“ TODAROS vergleichbar: allerdings sollen die letzteren ihren Kern verloren haben; es will mir aber als sehr gut möglich erscheinen, daß der selbst nach Eisenhämatoxylinbehandlung nicht allzu leicht sichtbare, kleine, schwarze Kern von TODARO übersehen worden ist; inwiefern Typus IVa bei den Ascidien die „hématies“ oder die „cellules incolores vésiculaires non amiboides“ CUÉNOTS entsprechen, ist fraglich. Der Typus V findet sich möglicherweise in einem der vermeintlichen frühen Teilungsstadien der Blutkörperchenmutterzellen nach TODAROS älterer Auffassung, und vielleicht in gewissen „amibocytes de réserve à vacuoles“ CUÉNOTS wieder. — Es scheint allen Typen, soweit sie nicht Zerfallsprodukte sind (IIIa, IVb, Va) — neben anderen unbekannten Funktionen — mehr oder weniger stark ausgesprochen eine Nährstoff aufspeichernde Eigenschaft zukommen, da sich an mit FLEMMINGScher Lösung konservierten *S. pinnata* in allen Formen dunkle Punkte, also fettartige Substanzen bemerken ließen.

Wie dies CUÉNOT für *Asc. mentula* annimmt, und wie das auch RITTER (1893) wenigstens teilweise tut (indem er von Zellen, wie sie seine Figg. 36c und 36a zeigen, solche wie 35—35c ableitet, die er für Zerfallsprodukte hält), glaube auch ich, daß alle Typen aus den kleinen Amöbocyten des Typus I entstehen können, da ich für alle sämtliche erforderlichen Uebergangsstadien zu sehen glaubte. Es ist daneben aber auch möglich, daß einzelne Typen, besonders solange sie noch nicht scharf ausgesprochen sind, ineinander übergehen; so z. B. Typus II in III und umgekehrt, Typus IV in V, indem sich eine Vakuole auf Kosten der anderen vermehrt; doch scheinen mir derartige Uebergänge viel seltener zu sein als die direkte Entwicklung aus den indifferenten Amöbo-

cyten. Auch die Kerngröße spricht dafür, dieselbe nimmt nämlich successive ab; der Kern ist nicht nur im Vergleich zur Zellgröße, sondern auch, absolut genommen, in den Amöbocyten am größten. Genaue Messungen habe ich für den Typus IV, IVa angestellt. Man sieht in nebenstehenden Textfiguren in a die Kerne der

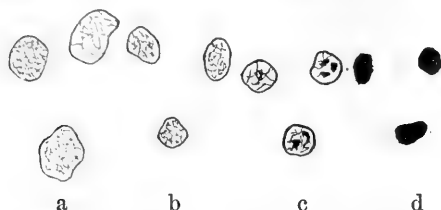


Fig. 12. Kerne von Bindegewebszellen und Blutkörperchen der *S. africana maxima*. 1570 : 1. Mittlerer Durchmesser der zu c gehörigen Blutkörperchen = 6,7  $\mu$ , der zu d gehörigen = 9,2–10  $\mu$ .

inneren Bindegewebschicht, in b Kerne typischer Amöbocyten des Typus I; in c solche der Blutkörperchen des Typus IV und in d solche des Typus IVa; bei diesen letzteren sind sie entschieden am kleinsten.

Die differenzierten Blutkörperchen (alle außer Typus I) vermehren sich sicher nicht mehr durch Teilung,

wenigstens konnte ich kein dafür sprechendes Stadium nachweisen. Die Amöbocyten Typus I scheinen sich normalerweise auch nicht mehr zu vermehren; unter allen daraufhin untersuchten kleinen Amöbocyten fand ich eine einzige, welche sich in Mitose befand, d. h. eine unter mehreren Tausenden!

Ueber die Bildungsherde der Blutkörperchen beim erwachsenen Tier habe ich bei Salpen, wenn man vom lymphoiden Organ der *S. pinnata* absieht, ebensowenig Sicheres erfahren können, wie CUÉNOT bei den Ascidien. — Abgesehen von der Entstehung der Blutelemente aus der „Blutknospe“, die zuerst wohl von TODARO behauptet, jetzt aber wohl allgemein aufgegeben sein dürfte, sagt TODARO (1902), daß sich während des ganzen Lebens die Mesenchymzellen der Visceralregion vermehren und Blutkörperchen liefern sollen. Ob dies richtig ist, lasse ich dahingestellt. — Daß embryonal die Blutkörperchen aus Zellen hervorgehen, welche den das Blastocöl anfüllenden Mesenchymzellen vollkommen ähnlich sind, wird für Salpen von allen Autoren angegeben, und man kann sich auf jedem Schnitt durch das Perikard eines Salpenembryos, an welchem sich die Herzeinstülpung bereits gebildet hat, davon überzeugen, daß im Hohlraum des Herzens spindelförmige Zellen vorkommen, welche denen der Mesenchymzellen durchaus ähnlich sind. Da nun die Gefäße Spalten im Bindegewebe (d. h. Mesenchym), daher die Zellen, welche sie auskleiden (und auch diejenigen der inneren Bindegewebschicht des Herzens) auch solche Mesenchymzellen

sind; da ferner in der inneren Bindegewebsschicht des Herzens der Salpen, und wie SEELIGER angibt, auch in seinem „Endothel“ der Gefäße bei Ascidien, sehr häufig auch beim erwachsenen Tier noch Mitosen vorkommen, und da die Kerne der kleinen Amöbocysten in Struktur und Größe sich jenen der inneren Bindegewebsschicht sehr nähern: könnte man am ehesten annehmen, daß etwa die Bindegewebszellen, die mit der Blutbahn in Berührung stehen, die kleinen Amöbocyten erzeugen. Doch fehlen mir bisher hierfür alle direkten Beobachtungen. Dies ist auch sehr begreiflich, da bei einer eventuellen Abschnürung die junge Zelle sich wohl noch nicht allzu wesentlich von den Bindegewebszellen unterscheiden dürfte.

Bei *S. pinnata* fanden sich im allgemeinen im Herzen und den großen Gefäßen die Blutkörperchen viel spärlicher als bei *S. maxima*. Im wesentlichen stimmen sie mit jenen der *S. maxima* überein. Nur scheinen die Amöbocyten, welche stets sich mit Osmiumsäure schwarz färbende Einschlüsse enthielten, häufiger zu sein; besonders gilt dies vom Typus V. — Vom Typus IVa kommt eine Varietät vor, bei welcher das Netzwerk viel feinere Vakuolen bildet als bei *S. maxima*. (Siehe Seitenorgane, „retikuläre“ Blutkörperchen.)

Auf die im Perikard der Monascidien vorkommenden Elemente behalte ich mir vor, in einer besonderen Arbeit zurückzukommen.

### Die Seitenorgane der *Salpa pinnata*.

Nachdem die CUVIERSche Ansicht, daß die Seitenorgane der *S. pinnata* Ovarien seien, durch die Entdeckung der wirklichen Ovarien hinfällig geworden, hielt sie H. MÜLLER (1852) „vermutungsweise“ für Exkretionsorgane, konnte jedoch keinen Harnstoff darin nachweisen. Seine Ansicht wurde, vor allem weil sich kein Ausführungsgang fand, von R. LEUCKART (1854) und C. VOGT (1854) bekämpft.

Besonders letzterer giebt eine ausführliche Beschreibung der Organe. Sie sind nach ihm kurze, bläuliche oder weißliche Schläuche (boyaux), die jederseits einheitlich bei der Ketten-, dagegen in 5 Teile getrennt sein sollen bei der Solitärform. Die mikroskopische Struktur sei bei beiden Formen dieselbe. Sie beständen aus einer homogenen dünnen Membran und enthielten große, durchsichtige Zellen, welche mit kleinen dunklen Körnchen erfüllt seien, die im auffallenden Licht eine milchige oder schwach violette Fär-

bung zeigen. Da VOGT zunächst an einen Zusammenhang dieser Organe mit der Fortpflanzung glaubte, wendete er ihrer Entwicklung besondere Aufmerksamkeit zu und fand, daß sie sich bilden „par l'accumulation de ces mêmes cellules remplies de granules dans des espaces mal déterminés qui se creusaient dans l'épaisseur du manteau interne vers la fin de la vie embryonnaire“. Er betont, daß er keinerlei Beziehung dieser Organe zu irgend einer Funktion habe finden können, und hält sie daher schließlich für bloße Pigmentablagerungen, wie sie auch bei anderen Salpen an verschiedenen Körperstellen vorkommen. In der 1. Auflage von BRONNS Klassen und Ordnungen werden zwar die Organe abgebildet und als „Lateralorgane“ bezeichnet, doch findet sich im Text nichts darüber.

Es ist das Verdienst TODAROS (1875), zuerst eine vorzügliche mikroskopische Beschreibung und eine befriedigende Darstellung der Entwicklung der Seitenorgane gegeben zu haben. — Er ist auch der erste, welcher sie als bleibende Blutdrüsen des Tieres bezeichnete, eine Ansicht, die ich nur bestätigen kann. CUÉNOT (1897) ist daher nicht ganz im Recht, wenn er kurz sagt: „Il n'y a pas d'organe lymphoïde connu chez les Tuniciers.“

Nach TODARO sollen die Organe gegen Ende des embryonalen Lebens auftreten und aus den „ematoblasti al primo stadio di sviluppo“ (meinen Amöbocyten Typus I) gebildet werden; später soll dann in diesen „ematoblasti“ die von TODARO für die Blutkörperchenentwicklung damals überhaupt angenommene „endogene“ Teilung auftreten (siehe vorigen Abschnitt), während gleichzeitig „si sviluppa in mezzo a loro un tessuto congiuntivo che serve all'organizzazione delle glandole laterali“. Beim erwachsenen Tiere sollen die Organe bestehen „da una serie di spazi lacunari limitati da trabecole sottilissime che forma il tessuto congiuntivo e riempiti dagli ematoblasti al secondo stadio (unsere Typen IV u. IVa). Questi spazi lacunari della glandola comunicano tra loro e con i rami vascolari che partono dai tronchi che la circondano e che in gran numero penetrano della periferia nella spessore della stessa.“ Durch diese Gefäße gelangen die „ematoblasti“ ins Blut, wo sie zu „corpuscoli sanguigni“ (unseren Zerfallsprodukten) werden.

In einer weiteren Mitteilung (1884) beschreibt TODARO noch einmal die Lage und Form der Lateralorgane, sowohl bei *S. pinnata* als auch bei *S. rhomboidea-proboscidalis*, sowie bei der Kettenform von *S. dolichosoma-virgula*, bei welchen er sie inzwischen aufgefunden hatte. Die Lage ist, bei *S. pinnata* wenigstens,



nicht richtig angegeben. — In neuester Zeit (1902) weist TODARO nochmals kurz auf seine früheren Beschreibungen hin. Sonst habe ich, außer den Abbildungen von BROOKS (1890), nichts über die Seitenorgane finden können.

Die Seitenorgane der *S. pinnata* (der einzigen, von mir daraufhin untersuchten Species) fand ich in der von den früheren Autoren beschriebenen Form bei der *S. greg.* jederseits ziemlich dorsal liegend, zwischen dem 3. und 4. Körpermuskelband, welche hier weit auseinanderweichen, und bei der *S. solitaria* fünfteilig, zwischen dem 2. bis 7. Körpermuskelband.

Auf Schnitten erkennt man, daß sie in die direkt unter dem Körperepithel gelegene Bindegewebsschicht eingebettet sind und nichts anderes darstellen als eine sinusähnliche Erweiterung der Blutbahn, welche, wie alle Teile derselben, von einzelnen Bindegewebszellen begrenzt wird.

Ueber die Struktur der diesem Sinus eingelagerten Elemente wollen wir uns an Hand der verschiedenen untersuchten Entwicklungsstadien orientieren.

I. An einem 5 mm langen Embryo (Solitärform), der also sonst schon alle Organe wohlentwickelt zeigte, ließen sich die Seitenorgane noch nicht sicher erkennen.

II. An dem nächst älteren, mir zur Verfügung stehenden Stadium, zwei Embryonen zwischen 8—9 mm Länge, fand ich bereits jederseits die 5 aufeinander folgenden Abteilungen der Seitenorgane wohlentwickelt vor. Jede derselben besteht aus mehreren Zellhaufen, die nur kleine Zwischenräume zwischen sich frei lassen und selbst sehr kompakt aufgebaut sind. Sie setzen sich aus sehr gleichartigen Zellen (Fig. 35) zusammen, deren Grenzen mit Eisenhämatoxylin meist deutlich hervortreten. Dieselben sind klein, ihr Plasma, das sich mit Erythrosin ziemlich stark rot färbt, fein granuliert. Nur in sehr wenigen Fällen waren einzelne größere Granula vorhanden. Die Kerne sind groß und bläschenförmig, die chromatische Substanz besitzt hier noch deutlicher als auf den späteren Stadien eine häufig eigenartige Anordnung (Fig. 35). Mitosen auf allen Stadien sind außerordentlich häufig. — Die Zellen weisen, wenn man davon absieht, daß sie in geschlossenen Haufen liegen und sich daher abplatten, durchaus alle Merkmale der kleinen Amöbocyten auf. Von den Wandungen ins Innere vordringende Bindegewebsbalken konnten nicht beobachtet werden; wohl aber findet sich ab und zu eine Zelle von im übrigen ganz demselben Aussehen, wie die kleinen

Amöbocyten, welche durch ihre längliche, etwas ausgezogene Form verrät, daß sie zu einer solchen Balkenzelle wird.

Weitere Zellformen irgendwelcher Art kommen noch nicht vor.

III. Embryo (solitaria), fast ausgetragen, 25—27 mm lang.

Das Organ bewahrt, trotzdem es beträchtlich an Volumen zugenommen hat, seinen kompakten, massigen Charakter. Neben den hauptsächlich vorhandenen Amöbocyten des Typus I kommen noch vor allem kleine Blutkörperchen mit großen Plasmamaschen vor (Typus IVa), sowie die oben erwähnte nur bei *S. pimata* gefundene Abart derselben mit vielen kleinen Maschen. Beide Arten finden sich meist in geschlossenen Haufen, an welche Massen der kleinen Amöbocyten anstoßen; wenn sie auch sehr eng aneinander liegen, sind doch ihre Zellgrenzen meist deutlich. Ab und zu liegen einzelne Blutkörperchen, von den Haufen getrennt, in den Lückenräumen; sie scheinen sich bereits losgelöst zu haben und im Begriffe zu sein, in die Gefäße überzutreten. Neben diesen Formen kommen auch bereits wohlentwickelte große Amöbocyten mit feinen oder groben Granula vor.

Auf diesem Stadium werden also im Seitenorgan bereits alle Formen der Blutkörperchen der erwachsenen Salpe erzeugt. Da die auch jetzt noch sehr häufigen Mitosen nur an den Kernen der kleinen Amöbocyten vorkommen, kann ich nur diesen Zellen, und keinen der weiter differenzierten Blutkörperchen, die normale Fähigkeit zur Fortpflanzung zusprechen.

Vom Balkenwerk sind bereits ab und zu Stränge zu unterscheiden; ihre Zellen weisen noch nicht die später zu beschreibende typische Struktur auf; wegen der Masse der übrigen Elemente treten sie noch nicht deutlich hervor.

Hier möchte ich bemerken, daß ich in den Blutsinus des Eläoblasten häufig Ansammlungen von Blutkörperchen bemerkte, welche bei Betrachtung mit geringen Vergrößerungen den Seitenorganen sehr ähnlich sahen; besonders im äußeren Sinus sind sogar deutliche ihn durchsetzende Bindegewebsstränge vorhanden. Auch auf späteren Stadien kommen derartige Ansammlungen noch sehr oft vor. Bei schon längst freischwimmenden *S. maxima* war der äußere Sinus oft geradezu mit Blutkörperchen vollgepfropft. Aber in allen Fällen bestanden diese Ansammlungen fast ausschließlich aus erwachsenen Blutkörperchen und nicht aus kleinen Amöbocyten. Trotz aller darauf verwandten Aufmerksamkeit konnte ich niemals Mitosen nachweisen. Daher halte ich diese Massen nur für sekundäre Ansammlungen, vielleicht hervorgerufen durch

die Bindegewebsbalken, nicht etwa für Herde der Blutzellen-entstehung. Es scheint sehr gut möglich, daß die von H. MÜLLER, LEUCKART und TODARO bei anderen Species (*S. bicaudata*, *S. fusiformis*, *S. maxima*) beschriebenen „rudimentären“ Seitenorgane, die ihrer Lage nach sowieso nicht mit den eigentlichen Seitenorganen verglichen werden dürfen, auch nur Ähnliches sind. Dies um so mehr, als TODARO (1875) besonders erwähnt, daß bei den von ihm bei *S. maxima* beschriebenen Rudimenten die Blutkörperchen in Massen zu- und abströmen, und daß diese Gebilde durch große Gefäße mit der Blutbahn kommunizieren, während TODARO betont, daß beim Seitenorgan der *S. pinnata* die Elemente desselben im großen und ganzen ihre Lage nicht ändern und daß dasselbe nur durch feine Kanäle mit dem Blutstrom in Verbindung stehe.

Da mir von der Solitärform nur noch einige ziemlich gleich große, „erwachsene“ Individuen zur Verfügung standen, will ich die Weiterentwicklung an der Kettenform schildern.

IV. Kette: Individuen 28 mm lang; enthaltend Embryonen auf Stad. VI<sup>pin</sup> bis VII<sup>pin</sup> nach SALENSKY (1882). Länge der Seitenorgane je 5 mm.

Die Organe sind durchaus kompakt, sie ähneln in ihrem Bau ganz denjenigen des vorigen Stadiums; dieselben und keine weiteren Zellformen; Mitosen genau so häufig. Bindegewebsbalken ebenfalls noch wenig deutlich.

V. Kette: Individuen 45 mm lang; enthaltend Embryonen auf Stad. X<sup>pin</sup> nach SALENSKY. Seitenorgane 7,5 mm lang.

Trotz der bedeutenden Volumenausdehnung sind die Seitenorgane noch verhältnismäßig kompakt, d. h. das aktive Wachstum der sie zusammensetzenden Zellen vermag noch die Volumenzunahme des Sinus zu kompensieren. Die Bindegewebsbalken sind noch nicht so deutlich wie später.

Unter den bisherigen Zellformen treten die retikulären Blutkörperchen stärker hervor; dadurch, daß sie sich eng aneinander legen, bilden sie netzähnliche Massen mit regelmäßigen engen Maschen. Die Zellgrenzen sind meist trotzdem nachweisbar. Selten kommen auch Blutzellen vor, welche nur eine einzige große Vakuole enthalten. Mitosen vorhanden; scheinen bereits spärlicher zu werden.

Selten, besonders verglichen mit dem ganz ausgewachsenen Tier, sah ich große Zellen mit ganz außerordentlich mächtigem,

blasigem, mit einem grobretikulären Chromatinnetz ausgerüstetem Kern (Fig. 36). Das Plasma dieser Zellen war dunkel und fein gekörnelt. Es wies auf diesem Stadium keine Vakuolen auf; trotzdem es meist die ganze Zelle ausfüllte, hatte es sich bei einigen von der Wand zurückgezogen. Die Zellen kommen nur ab und zu und meist einzeln vor. — Man wird sicher bei Vergleich von Fig. 36 mit der Abbildung KOROTNEFFS (1895, Fig. 13 u. 17 *nph*) durch die Ähnlichkeit beider Zellarten überrascht sein.

Bei den von mir untersuchten erwachsenen *S. pinnata* solit. von ca. 60—70 mm Länge war die Mikrostruktur des Seitenorgans im wesentlichen dieselbe wie bei diesem zuletzt genannten Stadium der Gregaria; es kamen jedoch keine derartigen großen Zellen vor.

VI. Kette: Individuen 70 mm lang; enthaltend Embryonen von 2,7 mm Länge. Länge des Seitenorgans 14 mm.

Der großen Zunahme des Seitenorgans an Volumen entspricht keineswegs seine Massenzunahme. Die Zellkomplexe sind viel weniger kompakt; es treten zwischen ihnen außerordentlich große Hohlräume auf, welche von dem Balkenwerk der Bindegewebszellen durchzogen werden (Fig. 34). Die Zellmenge scheint, diesen großen Hohlräumen nach zu urteilen, verglichen mit vorigem Stadium, nur noch wenig größer geworden zu sein; insbesondere treten die Blutzellen aller Arten den Maschen des Balkenwerkes gegenüber nicht mehr so stark in den Vordergrund. Die Zellen des Maschenwerkes sind typische Bindegewebszellen, wie diejenigen der Sinuswand, mit welchen sie zusammenhängen. Sie besitzen nicht allzu große, helle Kerne (Fig. 37) und ein helles Plasma von grobnetzförmiger Beschaffenheit. Die der Wand anliegenden Bindegewebszellen sind, wie ich an Schrägschnitten konstatieren konnte, sternförmig verästelt, denjenigen im Herzen und an den Gefäßen ähnlich; diejenigen, welche die Balken zusammensetzen, sind meist, ihrer Funktion gemäß, spindelförmig, nur wenn sie an einem Knotenpunkt des Maschenwerkes liegen, mit mehreren Fortsätzen versehen. Sehr häufig liegen zwei Zellen aneinander, wodurch eine Verstärkung des Balkens hervorgerufen wird.

Es finden sich nun sehr häufig große helle Komplexe, an welche solche Bindegewebszellen herantreten, und um welche herum meist kleine Amöbocyten lagern. Diese hellen Komplexe werden von hellen, sich vielfach verästelnden Plasmafasern gebildet, zwischen denen große Hohlräume vorhanden sind. In den Plasmafasern

finden sich blasige Kerne. Ich halte diese hellen Komplexe für Massen von Bindegewebszellen des Balkenwerkes, welche das helle wirre Faserwerk entstehen ließen.

In den durch das Bindegewebe bedingten Maschen liegen die verschiedenen Arten der Blutzellen: meist kleine Amöbocyten und Blutkörperchen mit feinem, seltener grobem Plasmanetz; aber auch Amöbocyten mit Einschlüssen sind reichlich vertreten. Die retikulären Blutkörperchen lagern sich auch hier häufig eng aneinander (Fig. 38a u. b) und geben so einer in manchen Beziehungen den oben erwähnten Komplexen der Bindegewebszellen ähnlichen Bildung den Ursprung; doch sind die Maschen hier stets klein und regelmäßig, auch sind die Zellgrenzen mehr oder weniger nachweisbar.

Mitosen treten an den Kernen der kleinen Amöbocyten ab und zu auf. Auch die Kerne der übrigen Blutzellen sind stets wohlentwickelt und bläschenförmig; es ist auch sehr auffällig, daß niemals Zerfallsprodukte der Blutzellen auftreten; dies spricht dafür, daß die gebildeten Blutkörperchen alsbald in den Kreislauf mitgerissen werden.

Die oben erwähnten riesigen Zellen mit großen Kernen haben sich weiterentwickelt und kommen nun in geradezu erstaunlichen Mengen vor; sie liegen einzeln oder in Gruppen zwischen den übrigen Zellarten (Fig. 38a). Nicht immer sind sie rund, sondern sie senden unter Umständen Fortsätze zwischen die ihnen anliegenden Zellen, wobei ihre Grenzen undeutlich werden (Fig. 38b). In ihnen finden sich nun fast stets (im Gegensatz zu vorigem Stadium) Vakuolen von bedeutender Größe. Im Inneren der Vakuolen ist eine dunkle Masse vorhanden, welche durch Fortsätze mit der Peripherie verbunden ist (Fig. 38a u. 38c), oder die Vakuole ist von einem gröberen oder feineren Netzwerk ausgefüllt (Fig. 38a); oder im Zentrum der Vakuole findet sich ein mehr oder weniger dunkler körniger Ballen (Fig. 38b). Neben den größeren Vakuolen finden sich auch noch kleinere mit oder ohne körnige Substanz. Dem Aussehen der Einschlüsse nach halte ich dieselben für die verschiedenen Stadien der Verdauung von Blutkörperchen meist des retikulären Typus, die Zellen also für nun bereits in Tätigkeit getretene Phagocyten.

Schon oben wurde erwähnt, daß diese Zellen, besonders dann, wenn in denselben noch keine Einschlüsse vorkommen, große Ähnlichkeit mit den von KOROTNEFF in der Placenta beschriebenen „kolossalen Zellen“ aufweisen; nur das Kernkörperchen ist anders

gestaltet. Daraufhin habe ich die Placenta der dieser Kette zugehörigen Embryonen untersucht, und ich fand nun im Hohlraum der Placenta dieselben Zellen vor wie im Seitenorgan. Die Zellen hatten dieselben großen Kerne, mit derselben Anordnung der chromatischen Substanz, enthielten dieselben Vakuolen mit verschiedenartigen Einschlüssen, und ihr Plasma färbte sich genau gleich. Genau gleichgebaute Zellen konnte ich bei einem 9 mm langen Embryo in dessen Placenta konstatieren, und zwar in großer Menge; dagegen konnte ich sie für die Embryonen der 45 mm langen Kettenform nicht nachweisen. — Bei den beiden großen Embryonen lagen die Zellen sowohl frei im Placentalumen, als auch der Placentawand eng angelagert; unter Umständen weisen dieselben sonderbare Deformationen an ihren Leibern auf, z. B. erschienen sie in die Länge gezogen, oder im Querschnitt dreieckig. Weil an solchen Zellen, welche der Plasmawand eng anlagerten, die Grenze zwischen ihr und den Zellen durchaus un deutlich war, so muß ich annehmen, daß die Zellen im Aufbau der Placenta aufgehen. Dies scheint mir um so eher wahrscheinlich, als ich in der Placenta eines Embryo von *S. maxima*, der ebenfalls fast ausgetragen schien, derartige Zellen nicht fand, sondern im Lumen nur große Mengen gewöhnlicher Blutkörperchen, und das Placentagewebe nur aufgebaut war aus den dafür charakteristischen großkernigen Zellen mit dotterähnlichem Plasma. Es scheint also, als wären diese großen vakuolären Zellen ein spezifisches Produkt der Formen mit Seitenorgan. Ich nehme daher an, daß diese Zellen im Seitenorgan entstehen und bei der Ernährung des Embryo Verwendung finden, daß sie also vom Seitenorgan aus in die Placenta einwandern und dort verbraucht werden. Dies erscheint mir um so wahrscheinlicher, als ja die Muttersalpe in den meisten Fällen nur einen Embryo erzeugt. Es ist daher durchaus verständlich, daß ihre Blutkörperchen, wenn der Embryo rasch wächst, von Phagocyten aufgenommen und dann zum Aufbau des Embryo verwendet werden, da ja die Kettensalpe selbst dann für die Erhaltung der Art nicht mehr von Wichtigkeit ist. Sollte es sich bestätigen, daß, wie ich es fand, bei den Solitärsalpen sich in der Tat, solange ihr Stolo noch Knospen produziert, die großen Zellen im Seitenorgan nicht zeigen, so würde dies diese Anschauung nur befestigen. — Ob nun wirklich diese großen Zellen mit denjenigen KOROTNEFF's, die derselbe für Nephrocyten hält, identisch sind, wage ich nicht zu entscheiden.

### Zusammenfassende Uebersicht.

1) Das Perikard der Ascidien und Salpen besteht aus einem Plattenepithel, dessen Zellen einer Verdichtungsmembran des umgebenden Bindegewebes aufsitzen. Die Perikardzellen sind polygonal; ihr Plasma zeigt meist eine äußere Zone, welche sich stark färbt, und eine innere, welche hell bleibt und den Kern enthält. Die äußere helle Zone ist dagegen sicher ein Produkt der Fixierung, entstanden durch Plasmakontraktion. — Die Perikardialzellen behalten lange Zeit die Fähigkeit, sich mitotisch zu teilen.

Weitere Details (Unterschiede der Species, Riesenzellen, Sichelkerne, Einschlüsse u. a. m.) p. 327 u. f.

2) Der eingestülpte Teil der Perikardwand, d. h. die eigentliche Herzwand, besteht aus Epithelmuskelzellen, mit gegen das Lumen des Herzhohlraumes gekehrter Fibrillenschicht. Bei allen untersuchten Formen laufen die Muskelfibrillen im wesentlichen quer zur Herzachse, wenschon dies streng nur für Salpen und *Clavelina* gilt, während am unverletzten Herzen der Monascidien die Fibrillen flach-spiralig angeordnet zu sein scheinen. Ob allerdings dem queren Verlaufe eine prinzipielle Bedeutung zukommt, erscheint insofern fraglich, als nach neulich durch SALENSKY (1903a, b) bestätigten Befunden an *Oikopleura* und *Fritillaria* ersterer längs, letzterer quer verlaufende Fibrillen zukommen sollen.

Unter allen Fasern darf wohl eine kurze, ein- bis zweikernige mit kurzen Fibrillen als die primitivste gelten, etwa eine solche, wie sie unter den Salpen *S. maxima* besitzt, jedoch mit weniger Fibrillen. Als Endglied der Spezialisierung muß man bei Salpen die langen Fasern von *S. pinnata*, bei Ascidien die Verhältnisse der großen Monascidien ansehen, bei welchen die scharfe Trennung zwischen Plasma- und Fibrillenschicht auftritt, die *Clavelina* noch fehlt.

Schließlich trifft man bei allen Formen mit im Verhältnis zum Herzzumfang langen Fasern mechanische Einrichtungen, welche der Regelung der Kontraktion dienen. Als solche betrachten wir die kürzeren Fasern (Schaltfasern) von *S. bicaudata* und besonders von *S. pinnata*. Ferner gehören hierher: das Umgreifen von Fasern durch andere, besonders bei *S. pinnata* (p. 342); die gezackten Verbindungen und Verschmälerungen der Fasern der *S. fusiformis* (p. 344); die spiralige Anordnung der Fibrillenbündel in normalen Fasern bei *S. pinnata* (p. 341). Auch der indifferenten Linie kommt eine ähnliche Funktion zu, besonders wegen der

Befunde an Cynthia (p. 354) und der Bindegewebsleiste von Clavelina (p. 348 u. 369). Ueber die genauere Art, wie die indifferente Linie bei der Kontraktion wirkt, ist schwierig etwas auszusagen. Das Aussehen der Kontraktionsfalten ließe möglich erscheinen, daß sie ähnlich der Raphe als Stützpunkt für die Faserkontraktion diene. Auch darüber, ob die Linie als Neuerwerb zu gelten habe oder ob sie eine ererbte, besonders modifizierte Einrichtung darstelle, scheinen vorläufig wohl nur nicht recht begründete Spekulationen möglich.

Die kontraktile Substanz ist quergestreift (auch bei Appendicularien, p. 360) und weist bei Ascidien und Salpen die Formel auf (p. 359):

$$Z-I-Q-Qh-M-Qh-Q-I-Z.$$

Die Fibrillen sind zu sehr verschieden dicken Fibrillenbündeln innerhalb der Fasern angeordnet; bald erscheint nur ein einziges derartiges Bündel in einer Zelle, bald deren mehrere (Details p. 357).

3) Innerhalb der „Herzwand“ findet sich stets noch eine Bindegewebslage, welche eine Fortsetzung des Körperbindegewebes darstellt, aus welchem ja auch die Gefäßwände hervorgehen. Sie ist sehr verschieden stark ausgebildet. Bei den Salpen (d. h. den größeren Arten) ist sie gewöhnlich nur auf der dem Darm genäherten Hälfte des Herzens mächtiger entwickelt und enthält hier auch Zellen (HEINE), während sie in der anderen Herzhälfte auf eine dünne, zellenlose Membran reduziert ist (p. 366). Bei *S. pinnata* aber ist sie nur in dem Herzteil, welcher der Raphe zunächst liegt, stark entwickelt; von hier aus verschmälert sie sich gleich schnell nach beiden Seiten, um in die zellenlose Membran überzugehen (p. 363).

In dem stark entwickelten Teile liegen die Zellen fast nur am Herzlumen, wo auch die sonst nur locker angeordneten Bindegewebsfasern sich zu einer Membran zusammendrängen, welche als eine durch physiologische Verhältnisse bedingte Verdichtung der Fasern angesehen werden muß (p. 364—367); sie ist gleichwertig der zellenlosen Membran in der anderen Hälfte des Herzens der Salpen und derjenigen im Ascidienherzen. — Topographisch liegen die Zellen meist in der Gegend der Raphe am dichtesten: hier können sie sogar stellenweise epitheliale Anordnung erreichen, d. h. ihre Leiber können aneinander stoßen und sich abplatten. Zwischen dieser Anordnung und der zellenlosen Membran existieren alle Uebergänge (p. 366).

Bei den Ascidien ist stets nur die Membran vorhanden, welche



keine Zellen führt, aber bei einigen Formen, z. B. bei *Ascidia fumigata*, doch sehr dick werden kann, während sie sich bei anderen nur auf gewisse Strecken verdickt oder immer nur dünn bleibt (p. 368—370).

Wennschon es nicht gelingt, die Membran als kontinuierliches Ganzes durch das Herz hindurch zu verfolgen, halte ich die Auskleidung doch für wahrscheinlich kontinuierlich.

4) Auch die Gefäße werden bei den Salpen nur von einer solchen Verdichtungsmembran des Bindegewebes, welche aber Zellen führt, begrenzt. Bei den Ascidien finden sich außerdem noch um die größeren Gefäße herum Muskelfasern, die ursprünglich der „mesenchymatischen“ Körpermuskulatur angehören; wie von früheren Autoren schon oft genug betont, ist diese Gefäßmuskulatur also der Herzmuskulatur nicht gleichwertig.

5) Die Blutzellen sind bei Ascidien wie bei Salpen sehr vielgestaltig; ich habe nur die der letzteren untersucht. Wie schon CUÉNOT (1890) für Ascidien fand, lassen sich auch bei den Salpen alle Formen auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückführen, welche ich als kleine Amöbocyten bezeichne. Aus ihr entstehen die anderen Formen durch Wachstum, Anhäufung von Nährstoff und Vakuolenbildung (weiteres p. 377 u. f.).

Ursprünglich entstehen Blutzellen und Bindegewebe aus dem Mesenchym. Daß bei „erwachsenen“ Tieren durch Teilung der die Gefäßwand resp. die „innere Bindegewebsschicht“ bildenden Zellen sich kleine Amöbocyten bilden, ist sehr wohl möglich, aber nicht sicher.

6) Nur für *S. pinnata* (und *S. rhomboidea-proboscidalis* sowie *S. dolichosoma* greg. nach TODARO) ist ein permanentes „blutbildendes“ Organ sicher nachgewiesen, das Seitenorgan. — Es ist ein stark erweiterter Teil einer Gefäßbahn, welcher von Bindegewebsbalken durchzogen wird, zwischen welchen sich Blutzellennester eingesprengt finden. Bei den jüngsten in Betracht kommenden Embryonen findet sich noch kein scharfer Unterschied zwischen Bindegewebszellen und Blutzellen, beide ähneln durchaus den kleinen Amöbocyten (p. 383); später wird der Unterschied deutlich, und aus den eigentlichen kleinen Amöbocyten entstehen die übrigen Formen von Blutzellen. Mitotische Teilungen sind immer häufig, aber nur unter den kleinen Amöbocyten (weiteres p. 384 u. f.). Erst bei Exemplaren der *S. gregaria*, welche bereits weit vorgerückte Embryonen enthalten, treten im Seitenorgan große Zellen auf, welche, nachdem sie sich hier (wahrscheinlich durch Phago-

cytose) mit Nährstoffen beladen haben, in die Placenta wandern, um dort an der Ernährung des Embryo teilzunehmen (p. 388). Ob solche Zellen bei der *S. solitaria* überhaupt auftreten, muß ich offen lassen.

### Zur Phylognese des Blutgefäßsystems.

Die obigen mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen scheinen mir zunächst neue Stützpunkte beizubringen für die von VAN BENEDEN und JULIN (1887) begründete und seitdem von allen neueren Autoren, so auch von LANG (1902/03) und SEELIGER angenommene Ansicht, daß das Blutgefäßsystem der Tunikaten aus zwei morphologisch nicht aufeinander beziehbaren Bestandteilen bestehe, einem zentralen und einem peripheren. So viel scheint auch aus der sehr verworrenen, embryologischen Literatur hervorzugehen, daß wohl bei allen Formen eine morphologisch unabhängige Anlage der beiden Teile, nämlich des zentralen — der Perikardblase — einerseits, und des peripheren — der Gefäße — andererseits angenommen werden darf. Doch scheinen mir meine Untersuchungen die geläufige Anschauung etwas zu modifizieren: der Nachweis konnte erbracht werden, daß eine Bindegewebsschicht, welche mit dem die Gefäße umgebenden Bindegewebe zusammenhängt, auch das Ascidienherz auskleidet. Der topographische Begriff des Zentralorgans oder „Herzens“ ist also danach kein einheitlicher, vielmehr besteht das „Herz“ aus zwei Bestandteilen, welche morphologisch nichts miteinander zu tun haben, nämlich:

a) aus dem „eigentlichen Herzen“, d. i. der eingestülpten Perikardblasenwand, und b) der „inneren Bindegewebsschicht“.

Diese Tatsache war eigentlich für die Salpen schon SCHULTZE (1901) und HEINE (1903) vollkommen bekannt; doch legten ihr beide Autoren, wahrscheinlich weil sie sich nicht mit den Verhältnissen des gesamten Gefäßsystems beschäftigten, keine weitere Bedeutung bei.

Auf Grund obiger Ergebnisse glaube ich, daß folgende Einteilung des Gefäßsystems morphologisch berechtigter ist als die gewöhnliche in „Herz“ und „Gefäße“. Nämlich, das Gefäßsystem der Tunikaten besteht aus zwei Bestandteilen, 1) einem propulsatorischen, den ich aus Gründen, die unten folgen werden, als sekundären, und 2) aus einem leitenden, den ich als primären bezeichnen will.

Der sekundäre (propulsatorische) Teil besteht aus: der ursprünglich dem Darm zugekehrten, eingestülpten Perikardblasenwand = „eigentliche Herzwand“. — Der primäre (leitende) Teil aus: a) den Gefäßwandungen, b) der bindegewebigen Innenschicht des Herzens = Endokard und darunter liegendes Mesenchym der Autoren bei den Salpen und „membrane anhyste“ bei den Ascidien.

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die innere Bindegewebsschicht das Herz als einheitliche Lage auskleidet; sollten in ihr etwaige Lücken vorhanden sein, so sind sie wahrscheinlich nur sekundär entstanden. Ich stelle mir also vor, daß die beiden heterogenen Bestandteile, der primäre (leitende) und der sekundäre (propulsatorische), ineinander geschachtelt sind, derart, daß der leitende Apparat ein einheitliches Hohlraumsystem darstellt, das, für sich abgeschlossen, seine Wandungen aus dem umgebenden Bindegewebe bezieht, und daß diesem System sich ein zweites eben in Gestalt der inneren Wand der Perikardblase aufgelagert hat. Der leitende Apparat ist dieser Ansicht nach der phylogenetisch ältere; ihm hat sich der zentrale Apparat sekundär angeschlossen. Weiter unten soll versucht werden, zu zeigen, daß in der Tierreihe überhaupt das Blutgefäßsystem bei seinem ersten Auftreten tatsächlich nur aus dem primären (leitenden) Teil besteht.

Durch seine Funktion der Leitung bewirkte der primäre Apparat das Zustandekommen der Verdichtungsmembran des Bindegewebes, welches die Gefäße und das Herz auskleidet. In dieser Verdichtungsmembran finden sich Zellen, es sind Bindegewebssellen, über deren Anordnung der spezielle Teil dieser Arbeit Auskunft gibt. Bei Ascidien besitzt der primäre Apparat noch eine Muskulatur: sie ist ein Teil der mesenchymatischen Körpermuskulatur, der Teil, welcher sich gerade in der Nähe der betreffenden Gefäße befindet; nach Maßgabe ihrer funktionellen Inanspruchnahme schmiegt er sich den Gefäßen inniger an und bildet nun durchaus einen Bestandteil der Gefäßwand. Bei den heutigen Salpen ist die gesamte Körpermuskulatur auf die Muskelringe lokalisiert, und im Bindegewebe des Körpers sind keine Muskelzüge mehr vorhanden; auch den Gefäßen sind keine angelagert. Hier also wird der leitende Apparat lediglich durch die Verdichtungsmembran und die in ihr liegenden Bindegewebiszellen dargestellt. Damit soll nicht behauptet werden, daß er nicht ursprünglich eine eigne Muskulatur besaß. Nehmen wir an, daß der sekundäre Apparat sich bereits dem primären System angelagert hatte, als bei den Vorfahren der Salpen noch eine im Bindegewebe

zerstreute Muskulatur vorhanden war, so ist verständlich, daß dieser sekundäre Apparat durch Verstärkung seiner Leistung die ursprüngliche Gefäßmuskulatur ersetzen konnte, als sich für die mesenchymatische Muskulatur — deren die Gefäßmuskulatur ja einen Teil darstellt — die Tendenz zur Lokalisation auf Muskelringe geltend machte. Die Tunikaten sind jedenfalls hochspezialisierte Tiere; und da wir im weiteren sehen werden, daß, wie LANG (1903) ausführlich gezeigt hat, bereits bei den Anneliden die Cölomsackwandung die Propulsion der Blutflüssigkeit übernahm und dadurch jenen Teil entstehen ließ, welchen wir als sekundären Apparat bezeichneten, so ist immerhin einige Berechtigung vorhanden, anzunehmen, daß in der Tat die Perikardblasenwand bereits propulsatorisch tätig war, ehe sich die typische Anordnung der Salpenmuskulatur herausgebildet hatte.

Bezüglich der Genese der Perikardblase wird also hier, wie man aus vorigem wohl schon entnommen hat, durchaus LANGS Standpunkt vertreten, daß nämlich die Perikardblase der Tunikaten einem Teile des Cöloms der Anneliden homolog sei; derjenige Teil der Wand dieser Blase, welcher zum sekundären Apparat des Tunikatengefäßsystems wird, entspricht seiner Lage nach durchaus dem Teil (wenn auch nicht dem ganzen) der Cölomwand der Anneliden, welcher den Darmblutsinus ventral begrenzt. Ob dieser Auffassung, trotz der stets betonten „entodermalen“ Entstehung der Perikardblase noch genügende Berechtigung zukommt, soll weiter unten diskutiert werden.

Es scheint mir im allgemeinen einleuchtend, daß in dem Maße, als die Perikardblase das primäre System umschloß, die Wandung desselben dünner werden mußte: 1) weil das Bindegewebe nicht mehr allein dem Blutdruck Widerstand leisten mußte, was nun zum größten Teil von der Perikardblasenwand besorgt wurde, und 2) weil das Bindegewebe dadurch, daß die Perikardblase dasselbe bei jeder Kontraktion mitbewegen mußte, Anlaß zu einer um so größeren Energievergeudung wurde, je dicker die innerhalb der Perikardblase liegende Schicht war. Es ist soweit verständlich, daß sich das Bindegewebe an dem Orte am mächtigsten erhielt, an welchem eine Begrenzung durch den sekundären Apparat nicht stattfand, und der sich zugleich bei der Kontraktion am wenigsten bewegte, nämlich zwischen den Umschlagsrändern der Herzwand in die Perikardwand, als sogenannte Raphe. Eine schwierige Frage ist nun, warum das Bindegewebe bei Salpen sich noch mächtig entwickelt, als „innere Bindegewebsschicht“ erhält,

während es bei Ascidien auf eine dünne Membran reduziert erscheint. Daß hierbei der Art der Kontraktion ein wichtiger Einfluß zugestanden werden muß, ist wohl sicher. Ein wie großer Grad von Wahrscheinlichkeit aber der im folgenden versuchten Erklärung zukommt, ist etwas anderes; ich möchte an dieser Stelle meiner Kollegin, Fräulein K. MARCINOWSKI, noch ganz besonders dafür danken, mich auf die Schwierigkeiten hingewiesen zu haben, welche sich dieser Erklärung überhaupt, besonders aber dann entgegenstellen, wenn man versucht, sie auf andere Tiergruppen zu übertragen.

Kommt in der Tat den Bindegewebszellen die Funktion zu, die Bindegewebsgrundsubstanz abzusondern und zu ernähren, so ist es verständlich, daß, sobald die Bindegewebsschicht weniger mächtig wird, auch die Zellen an Zahl abnehmen; wird die Membran allzu dünn, so werden sie auf weite Strecken verschwinden. — Bereits oben wurde erwähnt, daß das Salpenherz sich anders kontrahiere als das Ascidienherz, indem die Kontraktionswellen beim Salpenherz sehr stark an der der Raphe entgegengesetzten Seite einschneiden, sich an der Raphe dagegen sehr stark abflachen („während die Kontraktionswelle auf der Baucseite des Herzens scharf einschneidet, verteilt sie sich breit auf der Rückenseite“, SCHULTZE, (1901, p. 243), während bei Ascidien auch an der Raphe die Kontraktionswelle noch sehr tief einschneidet; zudem scheint mir wenigstens das Ciona-Herz, das ich am Lebenden beobachten konnte, bei jeder Kontraktion viel stärker im Perikard „hin und her geworfen“ zu werden als das Salpenherz. Die Verschiedenheit der Kontraktion hängt vielleicht mit dem Vorhandensein der indifferenten Linie bei Ascidien zusammen. Bei den Salpen ist der einzige feste Ort, gegen welchen die Muskelfasern sich zusammenziehen können, die Raphe; bei den Ascidien stellt auch die indifferente Linie ein Gebilde dar, welchem mindestens eine relative Ruhe bei der Kontraktion zuzusprechen sein dürfte, wie schon aus dem Nichtvorhandensein von Muskelfibrillen in derselben hervorgeht. Die Linie größter Bewegung wird daher jederseits irgendwo zwischen Raphe und indifferenter Linie liegen. Durch letztere wird die gesamte Muskelmasse des Ascidienherzens, wie wir gesehen haben, halbiert; auch stehen die Fibrillen auf der indifferenten Linie normal. Setzen wir nun noch voraus, die Kontraktionsfähigkeit pro Längeneinheit sei im Mittel am Ascidien- und Salpenherzen gleich, so ist: das Verhältnis zwischen dem Quotienten aus der Amplitude, in welcher der Punkt maximaler Bewegung

schwingt, durch den Herzumfang und denselben Quotienten für den Punkt größter Bewegung am Ascidienherzen, geringer als dasselbe Verhältnis zwischen denselben Quotienten für die Punkte größter und kleinster Bewegung am Salpenherzen. Die Punkte größter Bewegung müssen nun beim Salpenherzen auf einer Linie liegen, welche parallel und möglichst weit von der Raphe entfernt verläuft. Die Punkte dieser Linie legen also bei jeder Kontraktion den größten Weg zurück; gleiche Dicke der Bindegewebsschicht vorausgesetzt, wurde dort zum Transport des Bindegewebes am meisten Energie verbraucht: es war daher für das Tier nützlich, wenn das Bindegewebe sich dort am stärksten reduzierte und gegen die Raphe hin wanderte. Dem Nützlichkeitsprinzip nach mußte sich also das Bindegewebe in stärkster Ausbildung in der Gegend der Raphe finden und von da weg allmählich nach beiden Seiten hin an Mächtigkeit abnehmen, um schließlich an der der Raphe gegenüberliegenden Herzseite möglichst dünn zu werden. Bedenkt man noch, daß, wie bereits oben ausgeführt, die Bindegewebszellen sich aus Rücksichten der Ernährung gegen die Blutbahn hin ansammeln müssen, so ergibt sich folgende Anordnung als die theoretisch geforderte: Das Bindegewebe ist am mächtigsten an der Raphe; von ihr aus nimmt es nach beiden Seiten hin etwa gleichschnell ab. Seine Zellen haben sich, eventuell bis auf einige wenige, alle gegen das Lumen hin zurückgezogen. Diese Anordnung ist in der Tat bei *S. pinnata* verwirklicht (siehe p. 363 und Textfig. 3 u. 10).

Bei den anderen größeren Salpen dagegen ist das Bindegewebe zwar auch an der der Raphe entgegengesetzten Herzseite auf die dünne zellenlose Membran reduziert, aber die Abnahme desselben ist von der Raphe aus nach beiden Seiten hin nicht gleichmäßig; an der dem Darm anliegenden Seite wird es zunächst nicht reduziert, sondern es wird sogar zuerst eher mächtiger, als es vor der Raphe war, und erst später nimmt es schnell ab, während auf der dem Darm abgewandten Seite die Reduktion fast direkt neben der Raphe eintritt.

Bei *S. democratica-mucronata* sah es HEINE nur noch die Raphe ausfüllen. Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß das Herz dieser kleinen Art sich in viel lebhafterer Bewegung befindet: es gehen mehr Wellen gleichzeitig über dasselbe weg, und es führt etwa drei- bis viermal mehr Pulsationen pro Minute aus als das der großen Arten (SCHULTZE 1901). — Auch die Tatsache, daß bei *Clavelina* sich das Bindegewebe unter der indiffe-

renten Linie zu einer dicken Säule verdichtet, scheint mir mit den oben dargelegten Ansichten durchaus vereinbar.

Wie schon in der speziellen Beschreibung erwähnt, liegen die Zellen in der dem Lumen zugekehrten Verdichtungsmembran des Salpenherzens sehr verschieden dicht (vergl. Fig. 25, 26a, 27a, 27b). Stellenweise liegen sie so eng aneinander, daß sie sich abplatten (Fig. 27a\*), an anderen Stellen dagegen sind sie sehr dünn gesät. Da man alle Uebergänge zwischen diesen beiden Extremen an demselben Individuum findet, kann ich nicht annehmen, daß ein fundamentaler Unterschied vorhanden ist zwischen einer Membran, welche nur sehr vereinzelte oder gar keine Zellen führt, und einer solchen, deren Zellen so dicht liegen, daß sie sich berühren, also ein „echtes Gefäßendothel“ bilden. Es kann sich nur um graduelle Unterschiede handeln.

Es will mir nun scheinen, als ob der Dualismus, wie er sich im Aufbau des Gefäßsystems der Tunikaten zeigt, auch für dasjenige aller höheren Tiere Geltung habe, wenschon er nicht bei allen, speziell bei denjenigen, welche arm an Bindegewebe sind, so deutlich ausgesprochen erscheint.

Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, diese Ansicht etwas näher auszuführen. Die Einzelkomponenten des Gedankenganges machen nicht Anspruch darauf, neu zu sein. Seit O. u. R. HERTWIGS Cölomtheorie (1881) ist der Gedanke, daß das Gefäßsystem nur ein Spaltraum im Mesenchym sei, oft genug variiert worden, und LEYDIG neigte bereits 1857 dahin, das Endocardium „einfach für die flächenhafte Ausbreitung der Binde substanz zu halten“, da dasselbe unmittelbar in das Bindegewebe der Organe übergehe. Auch 1889 äußert er sich noch ganz ähnlich, indem er sagt, daß in die Begrenzung der Gefäße immer Matrixzellen des Kutikular- oder Bindegewebes eintreten, welche nach innen zu einen homogenen Saum abscheiden. Er sagt dann weiter: „Zwischen Bindegewebe und Bluträumen herrscht innige Beziehung; beide gehören zusammen wie Berg und Tal.“ — Ueber die Natur eines etwaigen Gefäßendothels spricht er sich aber nicht aus.

Daß die Zentralteile des Gefäßsystems ihre kontraktile Wandungen bei allen höheren Gruppen vom Cölom erhalten (von den Anneliden aufwärts), ist wohl der wichtigste Bestandteil der Trophocöltheorie meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. LANG.

Die hier vertretene Ansicht bildet in mancher Beziehung nur eine Vereinigung der beiden oben genannten; von LANGS Ausführungen unterscheidet sie sich hauptsächlich dadurch, daß nach

ihr auch innerhalb der cölomatischen Wandung stets noch eine Schicht vorkommen soll, welcher eine selbständige Bedeutung zugesprochen wird.

Ich möchte hier noch speziell VAN BENEDEEN und JULINS Anschauungen betreffs der Verhältnisse bei Vertebraten und Tunikaten im besonderen anführen. Sie glauben das Vertebratenendothel nicht im Herzen der Tunikaten vertreten und halten die Perikardblase nicht dem Perikard der Vertebraten für homolog. Sie sagen weiter: „Chez les Vertébrés le vaisseau cardiaque présente, comme tous les autres vaisseaux une paroi endothéliale; chez les Clavelines le vaisseau cardiaque présente les mêmes caractères que tous les autres vaisseaux du corps; il est dépourvu d'endothélium vasculaire“ (p. 300). Da sie aber noch ganz besonders hervorheben (p. 321): „Il n'existe aucun trace d'endocarde (endothélium) chez les espèces étudiées par nous“ und von ihrer „membrane anhiste“ auch nirgends bemerken, daß dieselbe etwas mit dem Bindegewebe zu tun haben könnte, so bleibt fraglich, ob die Autoren sich in der Tat vorstellten, daß zwischen Perikard und Blutstrom sich noch eine Schicht einschöbe, welche der Begrenzung der Gefäße gleichwertig wäre. Im übrigen sind sie durchaus davon überzeugt, daß die Endothelzellen der Vertebraten Mesenchymzellen sind, welche sich sekundär auf das Lumen zurückgezogen haben.

Vorläufig will ich die oben für die Tunikaten dargelegte Ansicht nur für die Enteropneusten und Vertebraten, ferner für die Anneliden, bei welchen anscheinend für dieselbe die größten Schwierigkeiten bestehen, und für die noch keine eigentlichen Cölomsäcke aufweisenden Nemertinen etwas näher beleuchten.

**Nemertinen:** Die inneren Schichten der Gefäße der Nemertinen bestehen nach BÜRGER (1895) aus einem „inneren Epithel“, welchem nach außen eine gallertige Membran aufsitzt, welche BÜRGER als „Grundsicht des Epithels“ bezeichnet. Von den Zellen des Epithels giebt BÜRGER bei Carinella folgende Beschreibung: „Ein Plasmahof tritt um die Kerne, welche sehr stark tinguirbar sind und sich kaum von jenen des Leibesparenchyms unterscheiden, wenig hervor.“ — Bei Carinella folgt nach BÜRGER auf die „Grundsicht“ ein dünner Mantel feinsten Ringmuskelfibrillen.

Für Cerebratulus marginatus macht derselbe Autor für die beiden inneren Schichten ganz ähnliche Angaben. Die äußeren Schichten wechseln, je nachdem die Gefäße im Parenchym oder in die Muskulatur eingebettet sind. Im wesentlichen gilt für erstere, daß eine feine Ringmuskelschicht sie umgibt, welcher sich dann



„eine einschichtige Lage hoher cylindrischer Zellen anlegt, welche Zellen des Parenchyms sind; dieselben Zellen kommen zerstreut im Leibesparenchym und sehr massenhaft im Rhynchocöloim vor, dessen Außenwand umlagernd“. Bei den Gefäßen, welche der Muskulatur des Kopfes direkt eingelagert sind, grenzt diese direkt, ohne Dazwischentreten von Parenchymzellen an die „Grundschrift“. Letztere, sowie das innere Epithel ist äußerst dünn; „die kleinen Kerne seiner Zellen liegen weiter auseinander als bei den Gefäßen im mittleren und hinteren Körperabschnitt“.

Für die Metanemertinen gibt BÜRGER an, daß das Gefäßsystem überall im wesentlichen denselben Aufbau zeige und bestehe „aus dem Epithel, der Grundschrift desselben und einem sehr feinen Ringmuskelmantel“, letzteren umhülle eine Schicht von Parenchymzellen. Ueber das Epithel sagt er im besonderen: „Die Kerne der Epithelzellen liegen bei vielen Metanemertinen, besonders denen mit sehr engen Blutgefäßen, z. B. Eunemertes, weit auseinander.“ (Man vergleiche hiermit die Befunde SEELIGERS an kleineren Gefäßen der Ascidien und meine an solchen der Salpen.)

Seine Ergebnisse über die Entwicklung der Blutgefäße faßt BÜRGER selbst folgendermaßen zusammen (p. 471): „Die Blutgefäße der Nemertine gehen aus einem Hohlraum hervor, einer Archihämalhöhle, welche in der Gallerte (dem Mesoderm) des Pilidium nach der Konkreszenz des vorderen Scheibenpaares innerhalb dieses auftritt und sich später nach hinten weiter fortpflanzt“ (bis hier im Original gesperrt!). Er fährt fort: „Indem ich die allmähliche Entstehung und Ausdehnung der Archihämalhöhle verfolgte, wurde in mir die Ansicht befestigt, daß die Höhle nur dadurch entsteht, daß die Gallerte des Pilidium teilweise flüssig wird. Die frei werdenden Zellen bilden die Tunica propria des Archihämalraumes; es werden aber wohl auch solche als Urblutkörper in der Höhle flottieren, deren Lymphe die flüssige Gallerte bildet.“

Vergleicht man diese Beschreibungen (speziell die, welche das „Epithel“ und dessen „Grundschrift“ betreffen) und Ansichten BÜRGERs über das Gefäßsystem der Nemertinen mit den oben dargelegten über den leitenden Teil des Gefäßsystems der Tunikaten, so wird es nicht mehr befremdend erscheinen, wenn ich behaupte, daß das Gefäßsystem der Nemertinen, d. h. der tiefststehenden Gruppe im Tierreich, die mit einem solchen ausgerüstet ist, dem leitenden Apparat der Tunikaten gleichwertig ist. Den Nemertinen fehlt noch der erst später hinzukommende sekundäre Apparat. Dementsprechend ist auch noch der primäre reichlich mit Musku-

latur versehen; diese Muskulatur ist, wie jene der Gefäße der Ascidien, eine mesenchymatische, dem Füllgewebe des Körpers direkt eingelagerte Muskulatur. Der sekundäre Apparat hat sich dem primären deswegen noch nicht angeschmiegt, weil — wenn man von der Gonocöltheorie ausgeht — die Gonadensäcke sich noch nicht so stark ausgedehnt haben, um die Gefäßbahnen direkt umgreifen zu können.

Wenn im folgenden versucht wird, nachzuweisen, daß Homologa der Wandungen des Blutgefäßsystems der Nemertinen auch noch bei allen höheren Formen als innerste Begrenzungen der Blutbahn existieren, so soll damit nicht gesagt sein, daß die spezielle Anordnung der Gefäßbahnen der heutigen Nemertinen — z. B. die beiden Seitengefäße von *Cephalothrix* u. a. oder die drei gewöhnlich vorhandenen Längsstämme — etwa auch denjenigen Formen zugekommen sein müßten, welche den heutigen höheren Formen den Ursprung gaben. Vielmehr ist es viel wahrscheinlicher, daß ursprünglich die ernährende Flüssigkeit sich um den Darm herum ansammelte, in der Art, wie dies LANG (1903) für den „Darmblutsinus“ ausgeführt hat. Nur, scheint mir, war dieser Sinus nicht ein Spalt-raum zwischen dem Darm einerseits und der Cölomwand andererseits, sondern er war schon früher da als das Cölom, von dessen Vorkommen er ganz unabhängig ist: er war ein Spaltraum im Parenchym.

Es will mir scheinen, als mache es keine sonderlichen Schwierigkeiten, das dreistämmige Nemertinengefäßsystem auf einen Darmblutsinus zurückzuführen.

Inwieweit aber die Ausgestaltung dieses Systems parallel lief mit der Ausgestaltung desjenigen der Cölomtiere, oder klarer, wie weit bereits bei einem mit einem primären Gefäßsystem (im oben definierten Sinne) versehenen turbellarienähnlichen Tier der dorsale Gefäßstamm sich vom Darmblutsinus getrennt hatte, als die Spaltung in nemertinenähnliche Wesen und die Vorfahren der Cölomtiere erfolgte, darüber ist vorläufig wohl nichts Sicheres anzugeben. — In der topographischen Anordnung weichen die höheren Formen, d. h. speziell die Anneliden nicht so sehr von den Nemertinen ab, wie dies auf den ersten Blick der Fall zu sein scheint. Bei den Nemertinen ist das Seitengefäß jeder Seite, welches meist seitlich und ventral vom Darm und zwar demselben bald mehr, bald weniger genähert verläuft, durch zwischen den Gonadensäcken, also „metamer“ im Sinne der Anneliden, angeordnete Quergefäße mit dem dorsalen Gefäß verbunden. Die beiden Kom-

missuren, die vor dem Schlund liegende „ventrale“ Kommissur (ventral in Bezug auf das Rhynchocölom) und die über dem After liegende „dorsale“ liegen beide dorsal in Bezug auf den Darm. Nimmt man nun an, daß die beiden seitlichen Gefäßstämme sich unter dem Darm der Länge nach vereinigen würden, so hätte man damit im wesentlichen den Zustand hergestellt, wie ihn die heutigen Ringelwürmer aufweisen. — Hiermit möchte ich aber nicht etwa behauptet haben, daß das dreistämmige Nemertinengefäßsystem etwas Ursprüngliches sei; schon von physiologischen Gesichtspunkten aus befriedigt die Annahme, welche aus einem Darmblut-sinus sowohl das System der Nemertinen, wie das der höheren Tiere ableitet, viel mehr.

Wenn das Gefäßsystem der Nemertinen mit dem primären Apparat der höheren Tiere vergleichbar sein soll, so ist die erste Bedingung, daß die Gewebe, aus welchen beide ihre Wandungen erhalten, homologisierbar seien. Nimmt man dies an, so folgt daraus als direkte Konsequenz, daß das Parenchym der Turbellarien und Nemertinen nicht nur dem primären Mesenchym der Anneliden entspricht, wie dies E. MEYER (1901) will, sondern man muß außerdem das Mesenchym sämtlicher Tiere als mindestens zum Teil unter sich vergleichbar ansehen. Es ist nur eine teilweise Homologie notwendig; nicht das ganze Mesenchym einer Tiergruppe muß dem Ganzen einer anderen Gruppe, dem Inhalt und Umfang nach, entsprechen; es ist mit der hier vorgetragenen Ansicht sehr wohl vereinbar, daß im Laufe der Phylogenese gewisse Anlagen dem Mesenchym entzogen, andere in dasselbe hinein verlegt werden, wenn nur die hier in Betracht kommenden Anlagen stets in demselben enthalten waren. In den folgenden phylogenetischen Erörterungen soll also unter „Mesenchym“ ein Gewebe verstanden werden, in welchem mindestens eine Anzahl der Anlagen enthalten sind, welche auch in dem Körperparenchym der Nemertinen vorhanden sind. Ontogenetisch ist dieses Gewebe in den meisten Fällen durch das „Mesenchym“ O. und R. HERTWIGS (1881) repräsentiert, nämlich durch Zellen, welche einmal aus dem epithelialen Verbands eines Keimblattes ausgetreten und so in die primäre Leibeshöhle eingewandert sind; ob diese Zellen dem Verbands des Keimblattes, aus welchem sie nun gerade ontogenetisch austreten, phylogenetisch überhaupt je angehörten, ist eine andere Frage. — Wenn hier also gesagt wird, daß mindestens diejenigen Teile des Mesenchyms, welche die Wandungen des primären Gefäßsystems liefern, miteinander vergleichbar sein müssen, so ist damit E. MEYERS

Anschauung durchaus vereinbar, der das Mesenchym definiert als „ein embryonales Sammelgewebe, in welchem zeitweilig die undifferenzierten Anlagen sehr verschiedener Organe und Gewebe scheinbar zu einem Ganzen vereinigt sind“.

**Enteropneusten:** Bei den Enteropneusten erhält sich das primäre System bei den einzelnen Gattungen in sehr verschiedener Ausbildung; es herrschen in Bezug auf dasselbe hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Tunikaten. Das sekundäre System wird dagegen gebildet durch die kontraktile Herzblase und durch die Wände der Cölomsäcke, welche das Gefäßlumen umgeben. Da sich auf dieses sekundäre System LANGS Thesen (1902/3) 84—86 (Abschnitt 1 und 2) beziehen, brauche ich darüber nichts weiter zu bemerken. Hingegen wollen wir das primäre System etwas näher ins Auge fassen.

SPENGEL (1893) fand lumenwärts von der Muskulatur stets eine Schicht, welche er als Grenzmembran des Cöloms auffaßt; dieselbe setzt sich aus den Gefäßen auch zwischen die Mesenterien fort. Innerhalb dieser Grenzmembran des Cöloms aber fand er in den Gefäßen folgendes:

a) Bei allen Ptychoderaarten eine zellige Auskleidung, welche sehr verschieden ausgebildet zu sein scheint. Ihre Zellen liegen oft so dicht, daß dieselben geradezu die Gefäße verstopfen. In anderen Fällen bilden sie einen dicken Wandbelag, oder nur ab und zu findet sich eine Zelle der Wand anliegend; oder die Zellen fehlen sogar ganz; diese drei Fälle konnte SPENGEL an Gefäßen derselben Art konstatieren. In wieder anderen Fällen erhielt er das Bild eines plattzelligen regelmäßigen Endothels.

b) Bei Schizocardium und Glandiceps fand er nur „an einigen wenigen Stellen vereinzelte Zellen als Anzeichen eines Endothels“.

c) Bei Balanoglossus zeigten die Gefäße niemals zellige Begrenzung; hier also wurde das Lumen direkt durch die Grenzmembran abgeschlossen.

SPENGEL leitet die vorkommenden Zellen, wie auch die Blutzellen ab von sternförmigen Zellen, welche aus dem Blastocöl der Tornaria stammen. Vergleicht man die Gefäßbahnen der Enteropneusten, soweit sie von Cölomwänden umschlossen werden, mit dem „Herzen“ der Tunikaten, so findet man, daß Ptychodera, Schizocardium und Glandiceps ähnliche Verhältnisse bieten wie die Salpen, nämlich daß in die innere Membran noch Zellen eingelagert sind, und zwar so, daß sie lumenwärts liegen. Balanoglossus besitzt keine Zellen auf der Grenzmembran; er bietet in

seinen Gefäßen ähnliche Verhältnisse, wie sie uns im Ascidienherzen entgentreten.

Daß das Bindegewebe unter der Zellschicht (SPENGELS Grenzmembran) niemals die Dicke erreicht wie im Salpenherzen, möchte ich damit in Zusammenhang bringen, daß die Gefäßstämme auf dem größten Teil ihres Verlaufes von der Cölomwand umgeben sind, das Bindegewebe also nicht mehr allein dem Blutdruck Widerstand zu leisten hat.

Ich fasse also SPENGELS Grenzmembran als einen Ueberrest der Mesenchymgrundsubstanz auf, glaube daher, daß sie derselben Herkunft ist wie die ihr innen anliegenden Zellen. Beides, Grenzmembran und Endothelzellen, halte ich den Teilen des Körperfüllgewebes der Nemertinen für homolog, welche die Gefäße umgeben. Für diese Ansicht scheinen nicht alle Beweise zu fehlen. SPENGEL sagt zwar, daß er sich nicht über die Teilnahme der Mesenchymzellen am ontogenetischen Aufbau der Gefäße aussprechen könne; dagegen zeigt seine Fig. 52, Taf. 23 zwischen dem Körperepithel und den paarigen Cölomsäcken des Rumpfes deutlich Bindegewebsgrundsubstanz, und der Raum, den die beiden medio-dorsalen Wände der paarigen Cölomsäcke zwischen sich frei lassen, d. h. das Gefäß, wird gegen die äußere Körperwand durch eine Zelle von deutlicher Spindelform, die durchaus bindegewebigen Charakter zeigt, geschlossen, während eine zweite ähnliche Zelle etwas weiter innen dem Gefäßlumen angeschmiegt ist. Dagegen sind keinerlei Grenzmembranen des Cöloms dargestellt; da auch SPENGEL im Text derselben bei Beschreibung der Figur nicht Erwähnung tut, so muß ich annehmen, daß sie tatsächlich nicht vorhanden waren. Da an den Stellen, welche später durch die Grenzmembranen des Cöloms eingenommen werden, hier noch Bindegewebe liegt, so ist wohl nichts wahrscheinlicher, als daß die Grenzmembran eben nichts anderes ist als — meinetwegen komprimiertes — Bindegewebe, und daß sie mit der Cölomwand in keiner genetischen Beziehung steht.

Ich kann SPENGEL nicht beistimmen, wenn er sagt (p. 621), daß „die Frage nach der Existenz einer zelligen Auskleidung der Gefäßstämme von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung“ erscheine, da diese Gefäße „in jedem Falle Spalten zwischen den beiden Cölomen“ darstellen, mögen sie „nun noch ein Endothel erhalten haben oder nicht“. Gerade dieses Endothel und die Membran, welche sich außerhalb desselben findet, sind die ur-

sprünglichsten Teile des Gefäßes: sie begrenzten das Gefäß schon, ehe das Cölom überhaupt ausgebildet war.

**Vertebraten:** Das stete Vorkommen eines Endothels machte bei dieser Gruppe der von LANG vertretenen Theorie eine gewisse Schwierigkeit. Dieselbe scheint mir nicht mehr in gleichem Maße vorhanden sein, wenn man die hier dargelegten Ansichten annimmt.

Da gerade diejenigen Forscher, welche sich speziell mit den Tunikaten beschäftigt haben, sich meist nicht mit einer Homologisierung des Herzens derselben mit demjenigen der Vertebraten einverstanden erklärten und eigentlich erst LANG, indem er die Homologie der Zentralorgane des Gefäßsystems aller höheren Gruppen betonte, natürlich eine solche auch für die Tunikaten und Vertebraten behauptete — ich mich aber in allen wesentlichen Punkten, soweit sie den sekundären (propulsatorischen) Teil des Gefäßsystems betreffen, LANG anschließe — muß ich hier etwas weiter ausgreifen.

Schon VAN BENEDEN und JULIN (1887) und WILLEY (1893) erklären, daß das Herz der Tunikaten und dasjenige der Vertebraten als zwei unabhängig voneinander erworbene Gebilde aufzufassen seien, und HEINE (1903) sagt, daß man sich wohl für die Homologie der Herzen beider Gruppen „kaum erwärmen“ könne.

Für das Vertebratenherz (d. h. für Myokard und Ektokard desselben) ist wohl die Entstehung aus der Cölomwand eine bewiesene Tatsache. Hingegen wird für die Ascidien meist ein sogenannter „entodermaler“ Ursprung der Perikardblase angegeben. (Ueber die Entstehung der Perikardblase bei den Salpen fehlte bisher jede sichere Angabe.)

Eine „mesenchymatöse“ Anlage wurde meines Wissens nur von SEELIGER (1889) für *Pyrosoma*, von SALENSKY (1895) für *Diplosoma Listeri*, *Distaplia magnilarva* und *Pyrosoma* und von LEFEVRE (1895, 1898) für die Knospen von *Perophora viridis* angegeben. Diese Befunde legt aber RITTER (1897) so aus: „the mesenchym-cells themselves are being constantly produced from various parts of the endodermic vesicle, for a considerable time during the early stages in the development of the bud.“

Dem stehen nun folgende neuere Angaben über „entodermale“ Entstehung, d. h. Entstehung aus der Kiemendarmhöhle, entgegen: SEELIGER (1874 *Clavelina*), VAN BENEDEN und JULIN (1887 *Clavelina*), CHABRY (1887 *Ascidia aspersa*), WILLEY (1893 *Clavelina* und daraus gefolgert für *Ciona*), PIZON (1893 *Botryllus* und *Botrylloides*, kurze Bemerkung über *Amaroucium proliferum* und

Circinalium conrescens), SALENSKY (1895 *Didemnum niveum*), RITTER (1897 *Godsiria* sicher und *Perophora annectens* sehr wahrscheinlich), SELYS-LONGSHAMPS (1901 *Ciona*) und KUHN (1903 *Ciona* und *Clavelina*).

Im einzelnen ist aber selbst für die bestuntersuchten Objekte *Clavelina* und *Ciona* fast die ganze Art, wie die Anlage erfolgt, strittig; insbesondere wird die Frage, ob es sich um eine paarige oder unpaare Anlage handelt und ob bei *Clavelina* Prokardialschläuche gebildet werden oder nicht, gerade durch die neue Arbeit von KUHN in den Vordergrund gerückt. Für *Ciona* dürfte das Vorkommen eines Prokardiums wohl endgültig verneint werden müssen; wohl alle neueren Autoren geben an, daß die Perivisceralhöhle (die bekanntlich den Epikardien homolog erachtet wird) sich erst nach vollendeter Anlage des Perikards bilde. Bei *Clavelina* kommen nach den neuesten Angaben KUHNs ebenfalls keine Prokardien zur Ausbildung, und die Perikardbildung spielt sich im wesentlichen so ab wie bei *Ciona*. Nun hat aber SALENSKY (1903) — doch bedarf diese Tatsache wohl noch der Nachprüfung — bei *Oikopleura Vanhoeffeni* gefunden, daß sie keine eigentliche Perikardblase bilde, sondern daß ein Teil der dem Darmrohr zugekehrten Wand des Prokardiums Muskelzellen differenziere und als Herz funktioniere. Bei *Oikopleura rufescens* dagegen fand er die Abschnürung der Perikardblase bereits vollzogen.

Sollte sich diese außerordentlich wichtige Entdeckung bestätigen, so dürfte wohl, bei den vielen primitiven Merkmalen der Appendicularien, eine Entwicklung des Perikardiums ohne Dazwischentreten eines Prokardialrohres von den meisten Forschern als ein Neuerwerb der Ascidien angesehen werden. — Man wird Obigem wohl entnehmen, daß, ehe man daran denken kann, hier die Entwicklungsgeschichte zur Lösung phylogenetischer Fragen heranzuziehen, man — von der notwendigen Uebereinstimmung der verschiedenen Untersucher bei der Entwicklung derselben Species ganz abgesehen — sich darüber Klarheit verschaffen muß, welcher Wert dem Prokardium und den Epikardien, verglichen mit denjenigen Teilen des Cöloms, welche bei Vertebraten dem Herzen den Ursprung geben, zukommt. Darüber weiß man bisher genau so gut wie nichts.

Umgekehrt weiß man, daß die „innere Bindegewebsschicht“ im Salpenherzen, wenn man sie als Bindegewebe auffaßt, als solches mesenchymatischer Herkunft ist; welchen Ursprung dieses Mesenchym nimmt, ist eine andere Frage. Hingegen ist wiederum die

Abkunft des Endothels der Vertebraten, wie ich FELIX (1897) und O. HERTWIG entnehme, durchaus strittig. — Es will mir nun, solange die Entwicklungsgeschichte mit sich selbst nicht ins Reine gekommen ist, sicherer erscheinen, die uns hier interessierenden Fragen ausschließlich auf Grund vergleichend-anatomischer Ergebnisse, die an sich viel weniger unklar sind, zu erörtern.

Nach diesen Ausführungen, scheint mir immer noch die Annahme die beste, daß Myocard plus Ektokard der Vertebraten der eingestülpten Perikardwand („eigentlicher Herzwand“) der Tunikaten entsprechen, eine Annahme, die, wie oben erwähnt, auch von LANG vertreten wird.

Es bleibt demnach die Frage, ob man das Endokard der Vertebraten (inkl. dessen Endothel) der inneren Bindegewebsschicht der Tunikaten vergleichen darf, d. h. aber zugleich, ob man annehmen darf, daß dieses Endokard ebenfalls noch ein Ueberrest des primären Gefäßsystems sei, und ob nicht etwa die Gefäße der Vertebraten, trotz ihrer komplizierten Struktur, noch diesem primären Gefäßsystem angehören dürften.

Das Endokard der Vertebraten besteht aus einem Bindegewebe und einem darüber lumenwärts vorhandenen Endothel. Nun sagt O. HERTWIG über das embryonale Herz der Vertebraten im allgemeinen (p. 575), es „setzt sich aus zwei ineinander gesteckten Röhren zusammen, welche durch einen größeren, wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt sind“. Besonders auf die Ähnlichkeit dieses Zustandes mit dem Salpenherzen möchte ich hinweisen, auch hier liegt zwischen der inneren zellenführenden Membran und der Muskelschicht ein gallertiges Gewebe, in welchem nur ganz außerordentlich selten eine Zelle nachgewiesen werden kann. — Darauf, daß bei *S. bicaudata* sich sehr schön verfolgen läßt, wie die zellenführende Membran stellenweise eine durchaus epitheliale Anordnung ihrer Zellen aufweist, und wie sie an anderen Stellen in eine zellenlose Verdichtungs-membran übergeht, wurde bereits hingewiesen. Jedenfalls ist der Schritt vom „eigentlichen Endothel“ zum sogenannten Pseudoendothel (für Blutgefäßendothelien!), wie es die innerste Schicht der „inneren Bindegewebslage“ darstellt, viel kleiner als der von dieser zur zellenlosen Bindegewebsmembran, und doch ist der letztere am Bindegewebe jedes größeren Salpenherzens, und nicht nur an dem der *S. bicaudata* nachweisbar. Ebenso findet er sich vollzogen beim Uebergang der Zellen in der Wandung führenden Gefäße der Ascidien (besonders bei der *Asc. fumigata*) in die zellen-



lose Membran im Herzen. Es handelt sich also nur um relative Unterschiede, welche durch Uebergänge verbunden sind; an einem Ende steht das Endothel mit darunter liegender Bindegewebsschicht, wie es die Vertebraten besitzen; am anderen die zellenlose Bindegewebsmembran, wie sie im Ascidienherzen vorkommt. Man kann bei dieser Auffassung auch das Endothel nicht eigentlich als „morphologischen Hauptbestandteil“ des Endokards auffassen (LANG 1902/1903, These 85); sondern dasselbe stellt nichts anderes dar als eine Zellenanordnung, welche, durch physiologische Umstände bedingt, sich aus dem Bindegewebe hervordifferenzierte.

Stimmt man obigen Darlegungen bei, so ergibt sich auch, daß das gesamte periphere Gefäßsystem der Vertebraten durchaus dem der Tunikaten vergleichbar ist und wie jenes, zusammen mit den sämtlichen Endokardbildungen, dem Nemertinenblutgefäßsystem im Grunde entspricht. Verstehe ich O. HERTWIG recht, so giebt derselbe für die Gefäße der Vertebraten, insbesondere für deren Muskulatur an (p. 244 und 569), daß sie im Mesenchym entstehen sollen, während er, wie schon bemerkt bezüglich des Pericardium viscerales (Ektokard) und der Muskelwand des Herzens angiebt, daß sie dem mittleren Keimblatt entspringen. Es scheint sich also auch hier derselbe Gegensatz zwischen dem Perikard und seinen Derivaten einerseits und den mesenchymatischen Gefäßen andererseits auszusprechen wie bei den Tunikaten.

K. C. SCHNEIDER (1902) sagt über die Gefäße der Amphibien (und ganz Ähnliches auch über die des *Ammocoetes*): „Die Wand der Aorta und zugleich aller übrigen Arterien besteht aus dem Endothel, einer zarten Grenzlamelle, einer zirkulärfaserigen, einfachen Muskelschicht und einer dünnen Lage längsfaserigen Bindegewebes, die in das umgebende Bindegewebe übergeht.“

Faßt man Endothel und Grenzlamelle in der Weise, wie wir es oben für das Endokard getan haben, als einheitliche Lage auf, so sind hier dieselben Lagen vorhanden, wie sie auch für die großen muskelführenden Gefäße der Ascidien gelten, oder auch für das Nemertinenblutgefäßsystem; in beiden Fällen ist von besonderer Wichtigkeit, daß, wie auch SCHNEIDER dies in seiner Beschreibung ausdrücklich konstatiert, die äußere, das Gefäß umgebende Bindegewebsschicht einfach in das Körperbindegewebe übergeht, ohne daß eine genaue Grenze anzugeben wäre zwischen Gefäß- und Körperbindegewebe. Ebensowenig sind aber etwa die beiden inneren Schichten absolut scharf gegeneinander abgegrenzt.

So führt die Media, wie man irgend einem Lehrbuch der Histologie entnehmen kann, auch beim Menschen noch Bindegewebe.

Glatte Muskelzüge finden sich auch, und zwar sowohl bei Arterien, wie bei Venen immer noch in der Adventitia, und ebenso kommen, was wohl besonders wichtig ist, in dem bindegewebigen Endokard des Herzens noch glatte Muskelzellen vor, die also der Muskulatur der Gefäße und nicht jener des Herzens zuzurechnen wären. Ich glaube, daß man hiernach wohl berechtigt ist, anzunehmen, daß die Gefäße der Vertebraten histologisch im wesentlichen durchaus so aufgebaut sind, wie die der Nemertinen oder Ascidien, und ferner, daß in der Tat die Gefäßwandung auch im Herzen noch durch das Endokard (inkl. etwaiger glatter Muskelzellen und des Endothels) repräsentiert ist. Beides zusammen aber, Gefäße und Endokard, samt der zu beiden gehörigen glatten Muskulatur, bildet das primäre Blutgefäßsystem, das sekundär durch den Zentralapparat in Gestalt des Myo- und Ektokards umfaßt wurde.

Soeben erschien eine Mitteilung von B. ZARNIK (1904) das Gefäßsystem von *Amphioxus* betreffend, auf welche ich, ihrer großen Wichtigkeit wegen, noch kurz eingehen möchte. Ganz abgesehen von vielen Punkten, welche die von LANG ausgesprochenen Gedanken geradezu schlagend bestätigen, wie das Vorkommen eines Darmsinus, von welchem die Vena subintestinalis sich allmählich abschnürt, und von Quervernen, welche segmental angeordnet sind und unter welchen der Ductus Cuvieri nur eine besonders stark ausgebildete darstellt, findet sich darin auch manches, das für meine Ansicht eines im „sekundären“ Gefäßsystem eingeschlossenen „primären“ außerordentlich gut verwertbar ist.

So macht ZARNIK z. B. nur einen graduellen Unterschied zwischen sogenannten Lakunen und sogenannten Gefäßen: „Während nämlich die Lakunen Spalten darstellen, welche in der Stützlamelle einfach durch ein Auseinanderweichen von Fasern zu stande kommen, ohne daß dabei die Fasern in ihrem weiteren Verlauf irgend eine Aenderung erfahren würden, kommt bei den Gefäßen noch eine rings um das Lumen verlaufende Intima hinzu, die also einen geschlossenen Schlauch darstellt.“ Nur im Ductus Cuvieri und den Quervernen konnte er keine deutliche Intima bemerken; es bleibt aber wohl abzuwarten, ob sich eine solche nicht schließlich doch noch findet. Auch dürfte die Frage, ob gewisse in der Wandung vorkommende Züge, die ZARNIK im Gegensatz zu BURCHARD für Nerven hält, nicht doch, wie letzterer glaubte, bindegewebiger

Natur sind, noch nicht erledigt sein. Wichtig aber ist ganz besonders folgendes: ZARNIK konnte nirgends im Venensystem, noch in den Arterien ein Endothel nachweisen, nur die Aorta macht hiervon eine Ausnahme. Er sagt: „Nur die Aorta hat ein Endothel, dieses möchte ich jedoch nicht von dem Peritonealepithel, sondern von Bindegewebszellen ableiten, welche sich um die Gefäßspalte, die der späteren Aorta entspricht, gruppiert und zum Teil miteinander verbunden haben“. — ZARNIKS Ansichten bezüglich des morphologischen Wertes des „Endothels“ decken sich also weitgehend mit den meinen.

Obige Befunde ZARNIKS möchte ich folgendermaßen verwenden:

1) Das „primäre“ Blutgefäßsystem des sowieso außerordentlich bindegewebsarmen Amphioxus ist stark reduziert. Meist besteht es nur aus einer bloßen zellenlosen Membran (Intima, oder die auseinanderweichenden Fasern der Stützlamelle), während nur in dem größten Gefäß, der Aorta, dasselbe noch Zellen führt.

2) Daß gerade beim Amphioxus noch kein „typisches Vertebraten“-Endothel vorkommt, sondern nur ein Teil des Gefäßsystems von einer inneren zelligen Membran „bindegewebigen“ Charakters ausgekleidet erscheint, ist wegen der systematischen Stellung des Amphioxus besonders wichtig. Diese Verhältnisse sind durchaus solche, wie sie sich bei Tunikaten, Enteropneusten und gewissen Anneliden ebenfalls finden, und sie geben vergleichend-anatomisch einen höchst wichtigen Stützpunkt für die Ableitung des Vertebratenendothels aus einem Bindegewebe („Mesenchym“), wie es die hier vertretene Ansicht verlangt.

**Anneliden:** Hier glaube ich mich besonders kurz fassen zu können, da die einschlägige Literatur sich sehr vollständig in LANGS Trophocöltheorie zusammengestellt und ausgezogen findet. Auf die Ontogenie gehe ich auch hier schon aus dem Grunde nicht ein, weil auf die Genese derjenigen Bildungen, auf welche hier das größte Gewicht gelegt werden muß, auf die innerhalb der Gefäße vorkommenden homogenen Bindegewebsmembranen und die ihnen etwa noch anhaftenden Zellen, meist nicht genauer geachtet wurde. Auch von den histologischen Arbeiten will ich hier nur die neuesten Untersuchungen berücksichtigen; bezüglich der Struktur der Gefäßwandungen sind in erster Linie die Arbeiten von BERGH (1900) zu nennen; seinem Résumé (p. 618) entnehme ich folgendes uns hier Interessierende: Die innerste kontinuierliche Schicht der Gefäße ist immer eine homogene Membran, die sogenannte LEYDIGSche

Intima, welche mit anderen bindegewebigen Grundmembranen (z. B. der Dissepimente) in direkter Verbindung stehen kann. Außerhalb dieser Membran können sich nun bei kleineren Formen direkt die kontraktilen Zellen finden; bei größeren Lumbriciden und Polychäten aber legt sich ihr ein Bindegewebe auf, in welchem sich die Muskelzellen eingelagert finden; „das Bindegewebe dient offenbar als Matrix der Intima. . . . . Ein inneres Epithel oder Endothel fehlt den größeren Gefäßen bei den genannten Formen durchweg; nur in ganz kleinen Gefäßen können die Bindegewebszellen mittelst Basalplatten aneinanderstoßen, nach Art von Epithelzellen.“

BERGH fast also die Intima als ein Produkt der ihr außen anliegenden Bindegewebszellen auf. Diese Bindegewebszellen nun leitet LANG (1903, p. 248) in folgender Weise vom Cölom ab: „Bei der Delamination der einfachen embryonalen Cölothelgefäßwand differenziert sich die basale, dem Lumen des kontraktilen Gefäßes zugekehrte Zelllage zu zwei verschiedenen Zellelementen, nämlich erstens zu den Muskelfasern und zweitens zu den Matrixzellen der Basalmembran. Die letzteren würden das BERGHsche Bindegewebe darstellen. Auch BERGH betrachtet die LEYDIGSche Intima als eine verdichtete Bindegewebsmembran, die wohl jedenfalls den genannten Bindegewebszellen ihren Ursprung verdanke“.

Im übrigen betrachtet LANG die Intima als eine „Basalmembran“ der Cölomwand. Da aber bei Formen, bei welchen noch ein Darmblutsinus existiert, auch an der vom Darm begrenzten Gefäßseite sich eine solche homogene Membran findet, faßt er sie dort folgerichtig als Basalmembran des Darmepithels auf.

Gegenüber dieser Auffassung scheint folgende vielleicht in mancher Beziehung einfacher zu sein: Die Intima ist, wie BERGH und LANG dies annehmen, ein Abscheidungsprodukt der Bindegewebszellen; sie ist eine Verdichtungsmembran der Bindegewebsgrundsubstanz, und zwar stelle ich mir vor, daß dieselbe auch dann, wenn an ihr keine solchen Zellen nachweisbar sind, auf diese Art entstanden ist. Kurz: die Intima ist ein Rest des ursprünglichen Körperfüllgewebes, welches bei den Anneliden, deren kleinere Vertreter ja sehr bindegewebsarm sind, stark reduziert wurde. (Als ein solcher Rest müssen natürlich auch die Membranen zwischen den Mesenterien gelten.) Bei den größeren, bindegewebsreicheren Formen haben sich Zellen dieses Gewebes noch reicher erhalten, nämlich in Gestalt der von BERGH beschriebenen Bindegewebszellen. Wenn bei kleineren Gefäßen die Intima nicht mehr

deutlich vorhanden ist, und das Lumen direkt von den Bindegewebszellen begrenzt wird, kann dies mit der in den kleinen Gefäßen verminderten funktionellen Inanspruchnahme zusammenhängen, die eine Folge der in ihnen stets stark verzögerten Geschwindigkeit des Blutstroms sein könnte.

Ganz besonders aber gehören zur selben Kategorie noch alle innerhalb der Intima vorkommenden Gebilde: etwaige endothelartige Bildungen; Herzkörper, wenigstens soweit sie innerhalb der Intima liegen; Klappen und Blutelemente. Alle diese Gebilde gehören zum primären leitenden Apparat; ihnen hat sich der sekundäre eben in Gestalt kontraktile, aus dem Cölom stammender Blasen aufgelagert. Ganz allgemein, besonders aber, wenn man E. MEYERS Ansicht der Entstehung der Körperring- und der Darmmuskulatur der Anneliden aus dem Mesenchym berücksichtigt, ist immerhin noch fraglich, inwieweit doch noch Reste der primären Muskulatur, außer den die Hauptmasse darstellenden cölomatischen Muskelementen, an der Begrenzung der Gefäße der Anneliden teilnehmen könnten. — Wir wollen nun noch die innen von der Intima vorkommenden Bildungen kurz ins Auge fassen:

Die Klappen beschreibt BERGH (p. 606) als Anhäufungen kleiner nackter Zellen, an der Innenseite der LEYDIGSchen Intima liegend und nackt ins Lumen vorspringend. Dieser Beschreibung nach würden sie also durchaus die Lage der dem Lumen zugewandten Zellen in der inneren Bindegewebsschicht der Salpen einnehmen, mit denen ich sie auch vergleichen möchte. — Dagegen gibt DE BOCK (1900) für den Herzkörper von Lumbriciden an, daß die Membran über demselben unterbrochen erscheine, und befürwortet daraufhin einen Zusammenhang der Herzkörperzellen mit den Chloragogenzellen, welche jenseits der Intima liegen. Inwiefern seine Befunde beweisend sind, ist fraglich, da es immerhin möglich ist, daß die Färbung die Durchbrechungen vorgetäuscht hätte; ferner bleibt, wenn dieselben auch wirklich vorhanden waren, immer noch die Frage, ob es sich um ein normales Vorkommen handle. Jedenfalls wird die Angabe DE BOCKs, daß eine große Ähnlichkeit zwischen den Zellen des Herzkörpers und den Chloragogenzellen, und ebenso eine solche zwischen den Blut- und Cöloamöbocyten vorhanden sei, durch seine eigenen Einschränkungen nachträglich derart abgeschwächt, daß von einer Ähnlichkeit *de facto* nur noch sehr wenig übrig bleibt.

Bezüglich der Endothelverhältnisse muß hier angeführt werden, daß K. C. SCHNEIDER im Inneren aller größeren Gefäße von Eisenia

rosea ein Vasotheil gefunden haben will, welches „aus locker gestellten, entsprechend der Längsachse der Gefäße längs ausgezogenen, spindeligen oder verästelten Zellkörpern besteht, die wohl meist nicht dicht aneinander schließen und derart eine von Lücken durchbrochene dünne Zellschicht bilden, in der durch Versilberung keine Zellgrenzen nachzuweisen sind. In den Kapillaren scheint ein Endothel gewöhnlich zu fehlen.“ Ich möchte auf die große Ähnlichkeit der hier geschilderten Verhältnisse mit meinen Befunden bei Salpen betreffs der dem Lumen anliegenden Bindegewebszellen noch besonders hinweisen. Sollten sich SCHNEIDERS Beobachtungen bestätigen, so würde dadurch für die hier vertretene Ansicht eine wichtige Stütze gewonnen.

Dagegen konnte das Vorhandensein eines Endothels bei Enchyträiden, wie es von NUSSBAUM und RAKOWSKI (1897) behauptet wurde, von Fräulein FREUDWEILER in Untersuchungen, die zu gleicher Zeit mit vorliegenden, ebenfalls auf Anregung Herrn Professor LANGS unternommen wurden, nicht bestätigt werden. Wohl aber konstatierte Fräulein FREUDWEILER im Rückengefäß von Mesenchytraeus das Vorkommen der sogenannten Herzkörperzellen, d. h. großer Zellen, welche einer dicken LEYDIGSchen Intima lumenwärts innen anliegen. Diese Zellen nun fand sie an Stellen, welche dem Darm zunächst liegen; wenn ein Uebergang der Gefäßwand in die des Darmblutsinus stattfand, dicht an der Umschlagsstelle der Gefäßwand in die Wand desselben. Bezüglich alles Weiteren muß ich auf die künftige Publikation Fräulein FREUDWEILERS verweisen. Diese Zellen nun möchte ich als zusammengehörend mit der LEYDIGSchen Intima auffassen und beides der „inneren Bindegewebsschicht“ des Salpenherzens oder dem Endokard der Vertebraten für homolog halten. Ich möchte Fräulein FREUDWEILER hier noch besonders dafür danken, daß sie mir ihre Präparate zur Durchsicht gütigst überließ.

Auf Grund von Professor HESCHELERS (1903) Befunden ist sicher, daß im Bauchgefäß von Spirographis Spallanzanii eine endothelartige Zellschicht vorkommt, welche innerhalb einer bindegewebigen Faserschicht liegt, die der Lage nach der Intima entspricht; die Faserschicht besteht aus einer großen Anzahl dicht nebeneinander stehender Längsfasern. Herr Professor HESCHELER hatte die Güte, mir eine Anzahl seiner Präparate freundlichst zu demonstrieren, wofür ich ihm hier meinen besten Dank aussprechen möchte. — Man kann nicht verkennen, daß die Zellen der inneren Schicht Ähnlichkeit mit denen der „inneren Bindegewebslage“ der

Salpen besitzen, und daß die Bindegewebsfaserschicht sehr ähnlich erscheint den Stellen, wo das Bindegewebe im Salpenherzen beginnt dünn zu werden, d. h. seine Fasern sich zu einem dünnen Saum verdichten; nur sind bei Spirographis die „Fibrillen“ viel dicker; auch liegen sie regelmäßiger und gedrängter.

Es scheint mir demnach, als ob gerade bei Spirographis das primäre Gefäßsystem in mancher Hinsicht in besserer Ausbildung sich erhalten habe als bei den meisten übrigen Anneliden und repräsentiert würde durch die Bindegewebschicht, sowie die ihr innen anliegenden, endothelähnlich angeordneten Zellen.

Wie die Verhältnisse bei den übrigen Tiergruppen in Bezug auf das Erhaltensein des „primären“ leitenden Gefäßapparates liegen, will ich vorläufig hier nicht weiter erörtern. Hingegen möchte ich noch kurz das Wesentliche dieser theoretischen Ausführungen zusammenfassen:

Das Blutgefäßsystem aller Cölomtiere besteht aus zwei heterogenen Teilen, von welchen der zweite den ersten teilweise umfaßt:

1) dem primären oder leitenden Apparat, „mesenchymatischer“ Herkunft;

2) dem sekundären (zum großen Teil propulsatorischen) Apparat, der ein Differenzierungsprodukt der Cölomwand ist.

Bei den mit einem Blutgefäßsystem, jedoch nicht mit einem Cölom (im Sinne der höheren Tiere) ausgerüsteten Nemertinen wird ersteres ausschließlich durch den primären Apparat dargestellt. — Er ist ein Lückensystem im Körperparenchym, dessen dem Lumen zunächst liegende Zellen sich zu einem Vasotheil anordneten, um welches die ausgeschiedene Parenchymgrundsubstanz eine geschlossene homogene Membran bildet. Die in der Nähe der Gefäße verlaufende („mesenchymatische“) Körpermuskulatur legt sich den Gefäßen an und bildet die Gefäßmuskulatur.

Umschließt ein Cölomabschnitt einen Teil des primären Apparates, die Kontraktion übernehmend, d. h. den sekundären (propulsatorischen) Apparat bildend, so wird der umschlossene Teil des primären Gefäßsystems mehr oder weniger reduziert, während die nicht umschlossenen Teile sich als sog. „periphere Gefäße“ erhalten. Diese Teile zeigen im wesentlichen dieselbe Struktur wie das „primäre“ System bei Nemertinen; sind sie von bedeutender Mächtigkeit, so behalten sie im allgemeinen auch die ihnen zugehörige Muskulatur.

Auch innerhalb der umschlossenen Teile erhält sich mindestens die homogene Verdichtungsmembran der Mesenchymgrundsubstanz.

Die ihr innen anliegenden Mesenchymzellen können entweder sehr weit zerstreut sein, oder sie liegen sich näher, ohne daß ihre Plasmakörper sich gegenseitig abplatten (sog. „diskontinuierliches Pseudoendothel“), oder sie liegen eng und stoßen aneinander (sog. „wirkliches Gefäßendothel“). Andererseits können sie auf weite Strecken überhaupt fehlen.

Insbesondere ist zwischen Pseudoendothel und eigentlichem Gefäßendothel nur ein gradueller, und kein fundamentaler Unterschied vorhanden.

Zur selben Kategorie wie die Zellen der Endothelien gehören auch alle übrigen intravasalen Zellen (Blutkörperchen; sogenannte Klappen und sogenannte Herzkörperbildungen bei Anneliden, sofern letztere nicht außerhalb der Verdichtungsmembran liegen).

Die Blutzellen gehören also dem primären System an.

Inwieweit sich auch innerhalb von dem kontraktilen sekundären Apparat (der Cölomblasenwand) noch Reste der Muskulatur des primären Apparates erhalten, bleibt zu ermitteln; ebenso inwieweit noch Reste des mesenchymatischen Rohres — außer der Verdichtungsmembran — und insbesondere denselben eingelagerte Mesenchymzellen vorkommen.

---

An dieser Stelle möchte ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. LANG und Herrn Prof. HESCHELER, meinen innigsten Dank aussprechen: von beiden ging für mich manche wertvolle Anregung aus. Herrn Professor LANG bin ich noch besonders verpflichtet für das dieser Arbeit stets entgegengebrachte Wohlwollen, sowie für den trefflichen Rat, mit dem er mir in mancher schwierigen Frage beistand.

---



### Literatur.

---

- 1898 BALLOWITZ, E., Ueber Ringkerne u. s. w. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XVIII.
- 1887 VAN BENEDEN, E., et JULIN, CH., Recherches sur la morphologie des Tuniciers. *Archives de Biologie*, T. VI.
- 1900 BERGH, R. S., Ueber den Bau der Gefäße bei Anneliden. Erste Mitteilung: Anatomische Hefte, Heft 45. Zweite Mitteilung: Anatomische Hefte, Heft 49.
- 1900 BOCK, M. DE, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. *Revue suisse de Zoologie*, T. VIII, Genève.
- 1895 BÜRGER, O., Die Nemertinen etc. *Fauna und Flora d. Golfes von Neapel*, 22. Monographie.
- 1887 CHABRY, L., Contribution à l'embryologie normale etc. des Ascidies simples. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, T. XXIII.
- 1891 CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques etc. 2. partie. *Arch. Zool. expér.*, Sér. 2, T. IX.
- 1897 — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. d'Anat. microscop.*, T. I.
- 1897 FELIX, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden, I. Teil. *Anatomische Hefte*, Abt. I, Bd. VIII.
- 1882 GROBBEN, C., Doliolum und sein Generationswechsel. *Arb. a. d. Zool. Instit. Wien*, T. IV.
- 1898 HEIDENHAIN, M., Struktur der kontraktile Materie. 1. Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz. *Ergebnisse Anat. und Entwicklungsgesch.* MERKEL u. BONNET, Bd. VIII, 1898. Wiesbaden 1899.
- 1903 HEINE, P., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Herzens der Salpen und der *Ciona intestinalis*. *Zeitschr. wiss. Zoolog.*, Bd. LXXIII.
- 1874/75 HELLER, C., Untersuchungen über die Tunikaten des Adriat. Meeres. *Denkschr. d. Akad. Wissensch. Wien*, Bd. XXXIV.
- 1882 HERRMANN, G., Sur la structure du cœur et du péricarde chez les Ascidies simples. *Comptes rendus Soc. de Biologie*, Sér. 7, T. IV.
- 1902 HERTWIG, O., *Lehrbuch der Entwicklungsgesch.* etc., 7. Aufl. Jena.

- 1881 HERTWIG, O. u. R., Die Cölomtheorie, Jena.
- 1873 HERTWIG, R., Beiträge zur Kenntnis d. Baues d. Ascidien. Jenaische Zeitschr., Bd. VII.
- 1903 HESCHELER, K., Bericht betreffend Histologie des Bauchgefäßes von Spirographis in LANG: Trophocöltheorie (1903). p. 223.
- 1902 HUNTER, The structure of the heart of Molgula manhattensis. Anat. Anzeiger, Bd. XXI.
- 1900 JORDAN, H., Ueber die Anwendung von Celloidin in Misch. mit Zedernholzöl. Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. VIII.
- 1864 KEFERSTEIN, Ueber die Kontraktionen des Herzens von Perophora. Ber. 39. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte Gießen 1865.
- 1895 KOROTNEFF, A., Tunikatenstudien. 2. Die Phagocytose im Embryo der Salpen. Mitt. Zoolog. Stat. Neapel, Bd. XI.
- 1904 KUHN, G., Ueber die Entwicklung des Herzens der Ascidien. Morph. Jahrbuch, Bd. XXXI.
- 1890 LAHILLE, F., Recherches sur les Tuniciers. Thèse Toulouse 1890.
- 1903 LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXVIII, N. F. Bd. XXXI. „Thesen“ auch separat in: Vierteljahresschrift Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 47, 1902.
- 1874 LANKESTER, E. RAY, On the heart of Append. furcata etc. Q. J. M. Sc., Vol. XIV.
- 1895 LEFEVRE, G., On budding in Perophora. Johns Hopkins Univers. Circulars, No. 119, June 1895. (Vorl. Mitteilung.)
- 1898 — Budding in Perophora. Journal of Morphology, Vol. XIV.
- 1854 LEUCKART, R., Zoolog. Untersuchungen. Heft 2: Salpen und Verwandte, Gießen 1854.
- 1857 LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie u. s. w., Frankfurt.
- 1889 — Ueber Argulus foliaceus. Neue Mitteilung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII.
- 1888 MAURICE, CH., Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurant. n. sp.) Archives de Biologie, T. VIII.
- 1901 MEYER, E., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zoolog. Stat. Neapel, Bd. XIV.
- 1852 MÜLLER, H., Ueber die anat. Verschied. der zwei Formen bei den Salpen. Verh. Phys.-med. Gesellschaft Würzburg, Bd. III.
- 1893 PIZON, A., Histoire de la blastogenèse des Botryllidés. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 7, T. XIV.
- 1890 RETZIUS, G., Muskelfibrille u. Sarkoplasma. Biolog. Unters., N. F. I, 2, Stockholm.
- 1893 RITTER, W. E., Tunicata of the Pacific coast of N.-America. I. Perophora annectens n. sp. Proc. Cal. Acad. Sc., Ser. 2, Vol. IV.
- 1897 — Budding in Compound Ascidians etc. Journal of Morph., Vol. XII, May 1896.
- 1884 ROULE, L., Recherches sur les Ascidies simples etc. Monographie de la Ciona intest. Annales du Musée de Marseille, Zoologie, T. II.

- 1883 SALENSKY, W., Neue Unters. über die embryonale Entwickl. der Salpen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. IV.
- 1895 SALENSKY, W., Beiträge zur Entwicklung der Synascidien. 3. Allg. Teil. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XI.
- 1902 — Etudes anatomiques sur les Appendiculaires, I. Mém. Acad. imp. Sciences St. Pétersbourg, Sér. 8, T. XIII, No. 7.
- 1903 — Etudes etc. II, III, IV. Mém. Acad. imp. Sciences St. Pétersbourg, Sér. 8, T. XV, No. 1.
- 1902 SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere, Jena 1902.
- 1901 SCHULTZE, L. S., Untersuch. über den Herzschlag der Salpen. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXV, N. F. Bd. XXVIII.
- 1885 SEELIGER, OSW., Entwicklung der sozialen Ascidien. Jenaische Zeitschr., Bd. XVIII, N. F. Bd. XI.
- 1889 — Zur Entwicklungsgesch. der Pyrosomen. Jenaische Zeitschr., Bd. XXIII, N. F. Bd. XVI.
- 1893/1903 . . . — Tunikaten. BRONNS Kl. u. Ordn., Bd. III, Suppl., Lief. 1—43.
- 1901 SELYS-LONGCHAMPS, M. DE, Développement du cœur etc. chez Ciona intestinalis. Arch. Biol., T. XVII.
- 1893 SPENGEL, J. W., Die Enteropneusten. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel, 18. Monographie.
- 1875 TODARO, F., Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Ricerche Lab. Anat. norm. Roma, Vol. II, Fasc. 1.
- 1884/85 — Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. Rend. Accad. Sc., Anno 232, Roma 1886.
- 1902 — Sopra gli organi escretori delle Salpidi. Rend. Accad. Lincei, Vol. XI, Sem. 1, Ser. 5, Fasc. 10.
- 1880 DELLA VALLE, Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli. Rend. Accad. Lincei, Anno 278, 1880—1881.
- 1854 VOGT, C., Les Tuniciers nageants de la mer de Nice. Mém. de l'Institut genevois, Genève 1854.
- 1893 WILLEY, A., Studies on the Protochordata. Q. J. M. Sc., Vol. XXXIV.
- 1904 ZARNIK, B., Ueber segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anzeiger, Bd. XXIV.
-

### Figurenerklärung.

---

Vergrößerungen bis auf 360:1 beziehen sich auf Zeißsche Achromate; alle höheren auf die Zeißsche apochr. homogene Immers. 2 mm, Apert. 1,30 und Kompens.-Okulare. — Alle Figuren sind mit dem Apparat entworfen.

### Buchstabenerklärung

(auch für die Bezeichnung der Textfiguren).

<i>bi</i> Bindegewebe	<i>k.e</i> Körperepithel
<i>bi.g</i> Bindegewebsgrundsubstanz	<i>kl.a</i> kleine Amöbocyte
<i>bi.s</i> Bindegewebsschicht	<i>k.r</i> Kernreihen
<i>bi.v</i> Verdichtungsmembran des Bindegewebes	<i>m.f</i> Muskelfaser
<i>bi.z</i> Bindegewebszelle	<i>m.k</i> Muskelkern
<i>fi.b</i> Fibrillenbündel	<i>p.h</i> Perikardialhöhle
<i>ge</i> Gefäß	<i>p.w</i> Perikardialwand
<i>gl</i> Gefäßlumen	<i>r</i> Raphe
<i>h.l</i> Herzlumen	<i>r.b</i> retikuläres Blutkörperchen
<i>h.w</i> Herzwand	<i>s.f</i> Schaltfaser
<i>h.z</i> „herausgefallene“ Perikardialzelle	<i>s.p</i> Sarkoplasma
<i>il</i> indifferente Linie	<i>s.s</i> Sarkosom
	<i>va</i> Vakuole
	<i>z.g</i> Zellgrenze

### Tafel XV.

Fig. 1. *S. afric.-max. solit.* Schnitt durch einen Teil des Perikards und eines ihm anliegenden Gefäßes. — Verdichtungsmembran um das Perikard und am Gefäß. Eisenhämatoxylin-Erythrosin; möglichst in den Farben des Präparates. 500:1.

Fig. 2. *S. afric.-max. solit.* Perikard im Ausbreitungspräparat. — Eine Zelle in mitotischer Teilung; Zellen mit „herausgefallenem“ Plasma, eine unter diesen mit nur noch der Bindegewebsmembran anhaftendem Kern. Methylenbau (nach SEELIGER) 48 Stunden. 500:1.

Fig. 3a. *S. afric.-max. solit.* Perikardzelle, dunkle Zone einheitlich. — Chromessigsäure I-Eisenhämatoxylin. Ausbreitungspräparat. 1000 : 1.

Fig. 3b. *S. pinnata greg.* Perikardzelle, dunkle Zone nicht einheitlich. FLEMMING-Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 3c. *S. fusiformis greg.* Sichelkerne des Perikards. Chromessig I-Eisenhämatoxylin. 500 : 1.

Fig. 4. *Ascidia fumigata.* Perikardzellen mit gelbgrünen Körnchen. Chromessig I-Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 5a. *S. afric.-max. solit.* Querschnitt ca. Herzmitte: Seite, an der sich die Bindegewebsmembran der Muskelschicht nähert; in der Nähe der Raphe. Chromessigsäure - Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Möglichst in den Farben des Präparates. 1000 : 1.

Fig. 5b. Dasselbe Herz ca. Mitte; weiter von der Raphe entfernt. Bindegewebe auf dünne Membran reduziert. Behandlung wie vorige. 1000 : 1.

Fig. 6. *S. afric.-max. solit.* Muskelfasern des Herzens. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 240 : 1.

Fig. 7. *S. bicaudata greg.* „Normale“ Muskelfasern des Herzens. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 240 : 1.

Fig. 8. *S. pinnata greg.* „Normale“ Muskelfasern des Herzens. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 9. *S. fusiformis greg.* Herzmuskelfasern. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 10. *S. bicaudata greg.* Sarkoplasma der Herzmuskelfasern mit Zellgrenzen, Kernen und Sarkosomen. Chromessigsäure I-Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

## Tafel XVI.

Fig. 11. *S. pinnata greg.* Raphe. Ausbreitungspräparat. „Schaltfasern“ — deformierte Zellen. Die Umschlagsränder an zwei Stellen bis zur Berührung genähert. Eisenhämatoxylin. 360 : 1.

Fig. 12. *S. pinnata greg.* Raphe. Ausbreitungspräparat. von der Seite des Herzlumens her gesehen. Zwei Muskelfasern (\*) laufen quer durch das Bindegewebe der Raphe weg und gehen in die gegenüberliegende Herzseite. Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 13. *S. pinnata solit.*, Embryo 27 mm. Langgestreckte Kernteilungsfigur in einer Muskelfaser. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 14. *S. pinnata greg.* Mechanische Einrichtung: eine Faser (a) umfaßt eine Anzahl anderer, wobei ihre Fibrillenbündel sich innen über die anderen Fasern hinziehen und sich verästeln. Die darunter liegenden Fasern sind ebenfalls etwas deformiert. Bei \* austretende Fibrillenbündel, welche aus einem Fortsatz der Faser (a) in den anderen übergehen. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 15. *S. pinnata greg.* Mechanische Einrichtung: eine dreieckige Faser (a) umfaßt eine Anzahl anderer, die zum Teil sichel-

förmig werden und einen Bogen beschreiben. Einzelne durchlaufen einen vollen Halbkreis von  $180^{\circ}$  und ziehen dann parallel der früheren Richtung weiter; in anderen Fällen sind die sichelförmigen Fasern in den Verlauf eingeschaltet (bei \*). In der dreieckigen und den sichelförmigen Fasern kreuzen sich die Fibrillenbündel, in den anderen beschreiben sie rechts und links von der Mittellinie des Systems entgegengesetzt gewundene Spiralen. 110 : 1.

Fig. 16. *S. pinnata* greg. Faser, welche an dem dargestellten Ende spiralförmige Fibrillenordnung zeigt; am abgeschnittenen Teil gehen die Fibrillen in normal-parallele Anordnung über. Anastomosen zwischen den quer oder spiralförmig verlaufenden Fibrillenbündel. Die feinsten Fibrillenbündel nicht angedeutet. — Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 360 : 1.

Fig. 17. *Clavelina* *Rissoana*, Indifferente Linie und darunterliegende Bindegewebssäule (*bi.s*) im opt. Längsschnitt. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 500 : 1.

Fig. 18. *Ascidia* *mentula*. Indifferente Linie und Kernreihen der Herzwand. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 60 : 1.

Fig. 19. *Ascidia* *cristata*. Indifferente Linie und Kernreihen der Herzwand. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 60 : 1.

Fig. 20. *Ciona* *intestinalis*. Indifferente Linie und Kernreihen der Herzwand. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 21. *Ascidia* *cristata*. Indifferente Linie von der Plasmaseite. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

## Tafel XVII.

Fig. 22. *Ascidia* *mentula*. Muskelfibrillenbündel des Herzens mit Querstreifung. *Z*, *I*, *Q*, *M* sichtbar. Sublimatalkohol-Essigsäure. Eisenhämatoxylin, starke Färbung. Ausbreitungspräparat in Glycerin. 2250 : 1.

Fig. 23. *Cynthia* *papillosa*: Zwei Muskelfibrillenbündel der Herzwand, dazwischen Zellgrenzen. Sichtbar sind *Z*, *I*, *Q*, *Qh*; Chromessig I-Eisenhämatoxylin. Ausbreitungspräparat in Glycerin. 2250 : 1.

Fig. 24. *Oikopleura* *cophocerca*. Muskelfibrillenbündel des Herzens; sichtbar *I*, *Q*, *Qh*. Die anisotrope Substanz sehr breit. Schnitt, in Balsam. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Erythrosin. 2250 : 1.

Fig. 25. *S. afric.-max. solit.* Zellen in der Verdichtungsmembran der „inneren Bindegewebsschicht“ des Herzens. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 500 : 1.

Fig. 26a. *S. pinnata* greg. Zellen in der Verdichtungsmembran der „inneren Bindegewebsschicht“ des Herzens. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 500 : 1.

Fig. 26b. *S. pinnata* greg. Einzelne Zelle aus der Membran; bei \* dicke Plasmaverbindung mit Nachbarzelle. Ausbreitungspräparat. Chromessig I-Eisenhämatoxylin. 1500 : 1.

Fig. 27a. *S. bicaudata* greg. Dichte Anordnung der Zellen in der Verdichtungsmembran; bei \* geht die „bindegewebige“ Zell-anordnung in die „epitheliale“ über. Ausbreitungspräparat. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 27b. *S. bicaudata* greg. Dasselbe Präparat, weiter von der Raphe entfernt, zerstreute Anordnung der Bindegewebszellen in der Verdichtungsmembran. 1000 : 1.

Fig. 28a. *Ascidia fumigata*. Herzlängsschnitt, weit von der Raphe entfernt; dicke bindegewebige Membran unter dem Muskelepithel im Herzlumen; möglichst in Färbung des Präparates. Schnitt: Chromessig I, Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 500 : 1.

Fig. 28b. *Ascidia fumigata*. Uebergang der Bindegewebsmembran im Herzen in das die Gefäße auskleidende Bindegewebe. Chromessig I, Eisenhämatoxylin-Erythrosin; möglichst in Färbung des Präparates. 360 : 1.

Fig. 29. *S. bicaudata* greg. Größeres Gefäß; Umgebung der Pharynxhöhle mit abgehenden kleineren; bei \* ein solches im optischen Querschnitt. Infiziertes Tier von ca. 2 cm Länge. Frisches Material in natürlicher Farbe. 60 : 1.

Fig. 30. *S. bicaudata* greg. Infizierte Einzelzelle aus der Begrenzung des vorigen Gefäßes. Frisches Material. 800 : 1.

### Tafel XVIII.

Fig. 31. a) *Asc. mentula*; b) *Asc. fumigata*. Glatte Muskelzellen aus der Wandung eines großen Gefäßes (die Kerne oft noch viel länger). Schnitt: Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1000 : 1.

Fig. 32. Blutzellen von *S. africana*-max. solit. (1—9) und *S. fusiformis* (10): 1, 2 kleine Amöbocyten, Typ. I.; 3 große, fein granulierte Amöbocyte, Typ. II; 4 große, grob granulierte Amöbocyte, Typ. III; 5, 6 kleine vakuoläre Blutkörperchen, Typ. IV; 7, 8, 10 große vakuoläre Blutkörperchen, Typ. IVa; 9 Zerfallsprodukte, Typ. IVb; (1—9) Eisenhämatoxylin-Erythrosin; (10) Eisenhämatoxylin ohne Nachfärbung; (1—9) möglichst in den Farben des Präparates. 1000 : 1.

Fig. 33. *S. africana*-max. solit., 15 cm lang. Blutzellen nach dem frischen Objekt. Natürliche Farbe. 500 : 1.

Fig. 34. *S. pinnata* greg., ca. 65 cm lang. Seitenorgan, Längsschnitt. FLEMMINGSche Lösung. Eisenhämatoxylin. bis Balken des bindegewebigen Netzwerkes. 60 : 1.

Fig. 35. *S. pinnata* solit., 9 mm lang. Zellgruppe aus dem Seitenorgan. Mitotische Teilungen an zwei Zellen. Pikrinsäure-Eisenhämatoxylin. 1500 : 1.

Fig. 36. *S. pinnata* greg. ca. 45 mm lang: Seitenorgan: kleine Amöbocyten und sich entwickelnde Riesenzellen aus dem Seitenorgan. Chromessig I, Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1000 : 1.

Fig. 37. *S. pinnata* greg., ca. 65 mm lang. Seitenorgan: Bindegewebtsbalken mit eingelagerten Gruppen von „blutbildenden“ Zellen. FLEMMING-Eisenhämatoxylin. 240 : 1.

Fig. 38a, b, c. *S. pinnata* greg., ca. 65 mm lang. Seitenorgan: Riesenzellen („Phagocyten“) an diversen Zellgruppen liegend und frei. Verschiedene Stadien der aufgenommenen Zellkörper in den Vakuolen. 1000 : 1.

Fig. 39. Amöbocyten aus der „inneren Bindegewebsschicht“. a) von *S. maxima*; b) von *Clavelina Rissoana* aus dem verdickten Teile der Membran. 500 : 1.



# Ueber die Drüsen des Warzenhofes beim Menschen.

Von

Dr. H. Eggeling,

Privatdozent u. Prosektor am anatom. Institut der Universität Jena.

Mit 2 Figuren im Text.

---

Die sogenannten MONTGOMERYschen Drüsen des Warzenhofes, die Gl. areolares der B. N. A., besitzen eine geringe praktische, aber eine um so größere morphologische Bedeutung, da über ihre Zugehörigkeit zu einer der beiden großen Gruppen von Hautdrüsen noch durchaus keine Sicherheit besteht. Die Angaben über dieselben in den neueren Lehrbüchern differieren beträchtlich und sind überhaupt sehr wenig ausführlich, wie einige folgende Beispiele lehren.

Eine nähere Kenntnis der Drüsen der Areola mammae ist außerdem von größter Bedeutung für die Beurteilung des Verhältnisses der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen, wie sich aus der Darstellung von GEGENBAUR (1899) ergibt. Er sagt (p. 553): „Talgdrüsen sind sowohl über den Warzenhof als auch auf der Papille verteilt. Am Warzenhof vergrößern sie sich mit der Schwangerschaft (MONTGOMERYsche Drüsen)“ und weiter (p. 554): „Auf eine Ableitung der Milchdrüsen von Talgdrüsen wird auch dadurch hingewiesen, daß die MONTGOMERYschen Drüsen mit dem Eintreten der Funktion der Milchdrüsen sich nicht nur vergrößern, sondern, daß manche von ihnen wirklich milchabsondernde Drüsen werden. Man hat sie ‚verirrte Milchdrüsen‘ genannt; wir fassen sie als Zwischenglieder auf, welche die Milch- und Talgdrüsen verknüpfen und damit die ursprüngliche Gleichartigkeit von beiderlei Drüsen demonstrieren.“

In demselben Sinne wie GEGENBAUR äußert sich SZYMONOWICZ (1901, p. 333). Er sagt, daß die Haut des Warzenhofes neben großen Schweißdrüsen ca. 12 große Talgdrüsen = Gl. areolares (MONTGOMERY) enthält. Diese sollen ihrem Bau nach zwischen Talgdrüsen und Milchdrüsen stehen. Leider wird ihr Bau weder näher geschildert noch abgebildet. W. KRAUSE (1902, p. 320) be-

hauptet, daß die Gl. areolares in der Umgebung der menschlichen Brustwarze, die aus der Mammartasche entstehen und accessorische Milchdrüsen sind, durchaus den Bau von Talgdrüsen und nicht von Schweißdrüsen besitzen. SCHÄFER und SYMINGTON (1896, p. 286) geben an, daß um die Basis der Brustwarze und auf der Areola rundliche Erhebungen vorkommen, die von Talgdrüsen herühren, deren 4—5 verzweigte Ausführgänge auf den Höckern ausmünden. Außerdem seien im Warzenhof ansehnliche, stark gewundene Schweißdrüsen vorhanden, die ebenso wie Haarbälge auf der Brustwarze fehlen.

Den genannten Autoren, welche die Gl. areolares als Talgdrüsen oder als Zwischenformen zwischen Talgdrüsen und Milchdrüsen auffassen, stehen einige neuere Forscher gegenüber, welche die MONTGOMERYschen Drüsen in nähere Beziehung zu den Milchdrüsen und Schweißdrüsen bringen.

So führt v. EBNER (1902, p. 592) aus, daß sich im Warzenhof des Weibes drei Arten von Drüsen, Talgdrüsen, Schweißdrüsen und Gl. areolares oder MONTGOMERYsche Drüsen (*glandes auréolaires* DUVAL) vorfinden. Größere Schweißdrüsen, oft mit eigentümlichem Inhalt, kommen besonders am Rande der Areola vor. Die größeren Talgdrüsen mit feinen Härchen bilden oft von außen sichtbare Höckerchen. Die Gl. areolares endlich werden geschildert als kleine accessorische Milchdrüsen von 1—4 mm Durchmesser, welche im Bereich des Warzenhofes ausmünden. Ueber die Frage nach dem Verhältnis der Milchdrüsen zu anderen Hautdrüsen äußert sich v. EBNER (p. 602) nur dahin, daß der feinere Bau der Milchdrüsen „in einigen Punkten jenem der Knäuel- oder Schweißdrüsen gleicht, gar nicht aber jenem der Talgdrüsen, mit ihrem mehrschichtigen, die Lichtung der Drüsenblasen mit abgestoßenen verfetteten Zellen erfüllenden Drüsenepithel“.

Nach CUNNINGHAM (1902, p. 1146) rühren Höcker in der Areola her von Hautdrüsen, den Gl. areolares (MONTGOMERY), die rudimentäre Teile der Milchdrüse darstellen sollen. STÖHR (1903, p. 347) gibt nur an, daß bei Schwangeren und Stillenden in der Haut des Warzenhofes accessorische Milchdrüsen, die Gl. areolares (MONTGOMERY), vorkommen.

Nach diesen einander direkt widersprechenden Angaben der neuesten Literatur, die leider nicht durch Abbildungen erläutert sind, müssen wir es als eine offene Frage betrachten, ob die Gl. areolares (MONTGOMERY) Talgdrüsen oder Schweißdrüsen sind, resp. ob sie zur Gruppe der merokrinen oder holokrinen Hautdrüsen

gehören. Diese Frage gewinnt dadurch an weiterem Interesse, daß der angebliche Talgdrüsencharakter der Gl. areolares ein wichtiges Argument bildet für die Ableitung der Milchdrüsen der Säuger ausschließlich der Monotremen von Talgdrüsen. Es erscheint deshalb dringend wünschenswert, genaues Tatsachenmaterial über den Bau der MONTGOMERYschen Drüsen beizubringen. Erst daran wird sich der Entscheid anknüpfen, in welchem Sinne dieselben für die Beurteilung der Morphologie der Milchdrüsen zu verwenden sind.

Bei der bisherigen ungenügenden Charakterisierung der MONTGOMERYschen Drüsen wird es notwendig sein, auch den übrigen Drüsenapparat des Warzenhofes und dessen Beziehungen zu Haaren mit in den Kreis der Betrachtung zu ziehen.

Die Gl. areolares sind schon sehr lange bekannt. Ueber die Angaben älterer Autoren sei hier nur kurz berichtet nach den Zitaten von MECKEL (1820) und DUVAL (1861). Meist wurden die Gl. areolares als Talgdrüsen angesehen (v. HALLER, 1757, p. 12), MORGAGNI (1723) hielt Höckerchen im Warzenhof für kleine Zitzen und meinte, daß dieselben im Notfall die eigentliche Brustwarze ersetzen könnten. Dabei ging er von der mit einiger Reserve ausgesprochenen Ansicht aus, daß auf jedem der Höckerchen, die in der Hauptsache von Talgdrüsen gebildet werden, ein Milchgang ausmünde. Bereits BIDLOO (1715) und weiterhin MORGAGNI (1723) geben an, daß aus den Höckerchen der Areola bisweilen eine nelle Flüssigkeit austrete. Auch haben MORGAGNI (1723), WINSLOW (1732) und CUBOLO (1775) beobachtet, daß bei säugenden Frauen die Gl. areolares richtige Milch liefern können, nach MORGAGNI soll dies selbst bei Männern vorkommen. WALTER (1775) sah in den Gl. areolares accessorische Milchdrüsen (zit. n. REIN 1882).

Nach MECKELS (1820, p. 581) Schilderung finden sich im Warzenhofe eine Menge Talgdrüsen, die aber nicht über die Oberfläche hervorragen. Daneben sind unregelmäßig verstreute Höckerchen vorhanden, die oft selbst von mehreren Talgdrüsen bedeckt sind und außerdem 1—4 Ausführgänge kleinerer Drüsen enthalten, welche völlig von derselben Beschaffenheit wie die Milchdrüsen sind und unmittelbar unter der Haut der Areola liegen. Selten sollen Ausführgänge dieser Drüsen auch dicht außerhalb des Umfanges der Areola münden. Die Zahl der an Größe variablen Höckerchen schwankt gewöhnlich zwischen 5 und 10. MECKEL meint (p. 582): „Diese kleineren Drüsen und die Höckerchen, in welchen sich ihre Ausführgänge vereinigen, verhalten sich . . . zu der großen Brustdrüse genau wie die Zungendrüsen oder die

Backen- und Lippendrüsen zu der Ohr- und Kieferspeicheldrüse.“ Sie sind durchaus als normaler Befund anzusehen. (Im Gegensatz zu HILDEBRANDT, Handb., Bd. III, p. 399, Anm. zu § 1948.) Ueber die Sekretion der Gl. areolares äußert MECKEL folgendes: „Die Menge und Beschaffenheit der ausfließenden Flüssigkeit hängt von der größeren oder geringeren Länge der Zeit nach dem Essen und dem Säugen ab, so daß einige Stunden nach dem Essen, und wenn die Brust dem Säuglinge lange vorher dargeboten wurde, Milch in Menge hervorspritzt, umgekehrt bloß einige Tropfen einer helleren Flüssigkeit langsam ausfließen.“

WEBER (1832, p. 435) beschreibt in der Areola mammae nur zahlreiche Talgdrüsen, die als kleine zugespitzte Hügelchen erhoben seien.

Nach BERRES (1836) liegt jedem Höckerchen des Warzenhofes eine aggregierte Drüse von  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ “ Dicke zu Grunde, die in feine „Aeste und Zweige sich teilende Schläuche darstellt, an deren äußersten Enden dicht aneinander kleine Säckchen ansitzen“. Die Abbildungen von BERRES zeigen, daß die Drüsen mit Haaren verbunden sind, was beim Manne häufig, beim Weibe selten vorkommen soll (zit. n. HUSCHKE, 1844, p. 527).

MONTGOMERY (1837, p. 61), nach welchem die Drüsen vielfach benannt werden, hat öfters Austritt von Milch aus den kleinen Oeffnungen von Höckern des Warzenhofes beobachtet und erhebt Einspruch gegen deren Deutung als einfache Talgdrüsen. Er hält die Höckerchen offenbar wie MORGAGNI für eine Kombination von Talgdrüsen mit der Mündung eines Milchganges. Das Vorhandensein der Gl. areolares erscheint MONTGOMERY wichtig als ein Zeichen der Schwangerschaft, und nach seinen Angaben vertreten zahlreiche englische Aerzte (GOOCH, SMELLIE, HUNTER, HAMILTON etc.) dieselbe Ansicht (ref. nach FRORIEP, 1837; DUVAL, 1861, p. 54, 57, LUSCHKA, 1863, p. 240).

Etwas näher schildert BURKHARDT (1838 resp. 1835) die MONTGOMERYschen Drüsen. Er gibt an, daß auf jedem Höcker des Warzenhofes mehrere feine Kanäle ähnlich den Milchgängen münden. „Ihre Form ist die eines feinen, sich in Aeste und Zweige teilenden Schlauches, an dessen äußersten Spitzen kleine Säckchen (acini) sitzen“ (p. 118). HUSCHKE (1844, p. 527) schließt sich der Darstellung von MECKEL an. Auch DUBOIS (1849) betont, daß die Höckerchen des Warzenhofes nicht einfache Talgdrüsen sind, sondern spezielle Einrichtungen der Brustdrüse, unvollkommene kleine Brustwarzen (ref. n. DUVAL, 1861, p. 57).

KÖLLIKER (1854, p. 468) beobachtete im Warzenhofe, besonders am Rande desselben „größere Schweißdrüsen oft mit eigentümlichem Inhalt und größere Talgdrüsen mit feinen Härchen, welche Drüsen oft von außen sichtbare Höckerchen bilden“. In seltenen Fällen können nach den Beobachtungen von CAZEAUX (1855) die Gl. areolares gänzlich fehlen (zit. n. DUVAL, 1861, p. 54). LEYDIG (1857, p. 489) gibt an, daß die stark entwickelten Talgdrüsen des Warzenhofes weiße Knötchen bilden, die mit bloßem Auge sichtbar sind.

Eine sehr eingehende Schilderung der „glandes auréolaires“ rührt von DUVAL (1861) her. Nach diesem Autor kommt diese Drüsenform besonders in der Areola des Weibes vor. Die Drüsen sind ohne bestimmte Anordnung auf dem Warzenhof zerstreut. Am häufigsten bilden sie einen ziemlich regelmäßigen Ring um die Basis der Brustwarze. Besonders während der Schwangerschaft ragen sie über die Haut vor und bilden Vorsprünge von 2—4 mm Höhe (p. 43). Ihre Zahl schwankt zwischen 5 und 15, auch können sie ganz fehlen. Zur Zeit der Schwangerschaft kann man die Drüsen makroskopisch präparieren. Sie erscheinen als zusammengesetzte traubige Drüsen in der dünnen subkutanen Gewebsschicht, in ihrer Struktur völlig identisch mit der Milchdrüse. Ihre Lage ist unmittelbar unter der Lederhaut, bisweilen sogar noch innerhalb derselben, so daß sie dem subareolären Teil der Milchgänge sehr nahe benachbart sind. Die Drüsenmasse ist rundlich, mit einem Durchmesser von 1—4 mm. Sie besteht aus mehreren unregelmäßigen Läppchen, die wieder selbst aus der Vereinigung einer Anzahl von Blindsäcken oder mit Blindsäcken endigenden Verlängerungen sich zusammensetzen. Mikroskopisch gleichen die Blindsäcke durchaus den Drüsenbläschen oder Acini der Milchdrüse. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,08 und 0,10 mm. Die aus der Vereinigung der Acini entstehenden Läppchen besitzen einen kleinen Ausführungsgang, der sich in den gemeinsamen Hauptausführungsgang öffnet, welcher letzterer auf der Spitze der Areolarhöckerchen mündet. Die Struktur des Ausführungsganges ist durchaus dieselbe wie die der Ausführungsgänge der Milchdrüse. Er ist im Innern ausgekleidet von einem Pflasterepithel, seine Wandungen werden gebildet von einem dichten fibrösen Gewebe mit einigen elastischen Fasern und glatten Muskelfasern. Die Länge des Kanals wechselt zwischen 1,5 und 4 mm, seine mittlere Breite beträgt 0,1—0,5 mm (p. 44). Das Höckerchen, auf welchem der Ausführungsgang mündet, besteht aus einer Erhebung der Haut mit Verdickung

der Lederhaut und kann nach seiner Struktur sehr wohl mit einer kleinen Zitze verglichen werden.

Nach dieser Schilderung der Befunde geht DUVAL über zur Erörterung der Frage, ob die Gl. areolares Talgdrüsen oder Milchdrüsen sind. (Dabei wird erwähnt, daß manche, nicht genannte Autoren die Höckerchen des Warzenhofes als rudimentäre Zitzen deuten, welche im Notfall die eigentliche Zitze ersetzen können.) Ausschlaggebend für den Entscheid erscheinen DUVAL folgende drei Punkte: 1) Struktur und anatomische Lage, 2) Sekretion der Drüsen, 3) Zeitpunkt ihres Funktionierens. Diese drei Punkte werden nacheinander besprochen. Bezüglich der Struktur der Areolardrüsen ist zu bemerken, daß ihre Zugehörigkeit zu den zusammengesetzten traubigen Drüsen nicht besonders charakteristisch ist. Nach Form und Lage gleichen sie sowohl den Milch- wie den Talgdrüsen, deren Bau ja fast identisch sei (p. 45) und mit denen sie auch durch ihren Charakter als Hautdrüsen eng verbunden sind. Insoweit würde also die Struktur keine Unterscheidung möglich machen. Dagegen ist auffallend, daß es nirgends im Körper so große und in Bezug auf sekretorische und exkretorische Bestandteile so vollständige Talgdrüsen gäbe wie die Areolardrüsen, die oft sehr großen Talgdrüsen des Scrotum und der Labia majora nicht ausgenommen. In dieser Beziehung wären also auch bezüglich der Struktur die Gl. areolares eher an die Milchdrüsen anzuschließen (p. 46). In der Art der Sekretbildung besteht nach der Ansicht von DUVAL kein Unterschied zwischen Gl. areolares, Milch- und Talgdrüsen, wohl aber in der Beschaffenheit des Sekretes. Das Absonderungsprodukt der Milchdrüse besteht aus einfachen, kleinen Fetttröpfchen, die in den ersten Tagen der Laktation teilweise zu kleineren rundlichen Massen zusammengeballt sind, welche die Colostrumkörperchen darstellen. Dagegen ist das Sekret der Talgdrüsen viel ungleichmäßiger. Dasselbe besteht aus rundlichen und länglichen Zellen mit Fetttröpfchen, den Talgzellen, hellen Epithelzellen ohne Fett, freien Fetttröpfchen und molekularen Granulationen (p. 47). Talgzellen und Colostrumkörperchen gleichen sich zwar etwas, sind aber leicht voneinander zu unterscheiden. Die Talgzellen sind ausgezeichnet durch die Dicke ihre Wandung, während die Colostrumkörperchen anscheinend gar keine Wand haben, sondern vielmehr eine einfache Anhäufung von Milchkügelchen darstellen. Nach einer Reihe näher geschilderter Beobachtungen von DUVAL gleicht das Sekret der Gl. areolares durchaus dem der Milchdrüse und zeigt gleichzeitig mit diesem auch die Charaktere

des Colostrums (p. 48, 49). Bisweilen schien das Sekret der Gl. areolares etwas seröser als das der Milchdrüse zu sein und relativ weniger Milchkügelchen zu enthalten (p. 50). Die Menge des Sekretes fand DUVAL immer sehr gering. Die Angaben älterer Autoren, daß in seltenen Fällen die Gl. areolares eine größere Sekretmenge liefern können, führt DUVAL darauf zurück, daß hier vielleicht eine abnorme Kommunikation zwischen einer Areolar-drüse und einem benachbarten Ausführungsgang der Milchdrüse bestand (p. 51, 52). Bezüglich des Zeitpunktes ihres Funktionierens schließen sich die Gl. areolares allen Phasen der Milchdrüse an. Sie sind vollentwickelt nur zur Zeit der Laktation, bilden sich danach zurück, aber nicht vollständig, und erfahren bei einer folgenden Schwangerschaft eine erneute Ausbildung. Das gilt jedoch nicht für alle Fälle, indem bei manchen Frauen alle oder einige der vorhandenen Gl. areolares überhaupt nicht in Funktion treten. Die kleinen Höcker der Gl. areolares sollen erst gegen Ende des 2. Schwangerschaftsmonats deutlich werden und in späteren Perioden bei einem Reiz der Brustwarze schärfer hervortreten, ebenso wie diese selbst. Mit der Rückbildung der Brustdrüse bei Absterben des Foetus erfolgt auch eine Involution der Gl. areolares (p. 55). Ihr Vorhandensein ist aber nach DUVALS Ansicht durchaus kein sicheres Zeichen einer Schwangerschaft, da sie, allerdings in seltenen Fällen, ganz fehlen und andererseits auch bei Mehrgebärenden als vortretende Höcker dauernd sich erhalten können (p. 54). Eine ähnliche stärkere Ausbildung mit dem Auftreten der Schwangerschaft, aber nicht in solchem Umfang wie bei den Gl. areolares und Milchdrüsen, scheint auch die Talgdrüsen der Brustwarze und Areola zu betreffen. Dieser Umstand erklärt sich aus der stärkeren Vaskularisation des ganzen Organes (p. 48, 50, 53). Auf Grund aller dieser Erwägungen und Beobachtungen hält DUVAL die glandes auréolaires für richtige kleine Milchdrüsen (p. 55). Außer den glandes auréolaires kommen im Warzenhof auch noch Schweißdrüsen und Talgdrüsen vor, die ebenfalls auf kleinen Erhebungen der Haut münden können (p. 38).

LUSCHKA (1863, p. 240) schließt sich der Ansicht von DUVAL an und trennt die Gl. areolares, die er als Gl. lactiferae aberrantes bezeichnet, scharf von den Talgdrüsen des Warzenhofes. Sie münden auf 5—10 kleinen Knötchen, die sich während der Schwangerschaft und Laktation bemerklich machen und bis zu 3 mm breit werden. Gewöhnliche Talgdrüsen, häufig mit Bälgen feiner Haare

verbunden, sollen in kleiner Zahl im Warzenhof vorkommen und außerdem Schweißdrüsen (p. 246). Die Areola des Mannes soll im Bau mit der des Weibes übereinstimmen (p. 251). LUSCHKA erwähnt aber im besonderen (1852, p. 404) nur das Vorkommen von Talgdrüsen, die als kleine Höckerchen vorragen.

Dagegen sind nach KÖLLIKER (1867, p. 571) die glandes auréolaires von DUVAL nichts anderes als größere Talgdrüsen, und das colostrumartige Sekret, das sich aus ihnen bei Neuentbundenen ausdrücken läßt, ist weiter nichts als Hauttalg.

HUSS (1873, p. 181, 187) spricht nur von Schweißdrüsen, die auf der haarlosen Areola vorkommen. Die Angabe, daß die Areola der Haare entbehre, findet sich auch noch bei anderen Autoren (LANGER, 1852, p. 26; O. SCHULTZE, 1897, p. 339; O. HERTWIG, 1898, p. 516).

DE SINÉTY (1877 und nach PINARD, 1877, p. 43) gibt an, daß die Höcker des Warzenhofes Talgdrüsen enthalten und außerdem Ausführungsgänge einer kleinen Milchdrüse. In deren secernierendem Abschnitt bestehe kubisches Epithel. Dieses werde in den Ausführungsgängen ersetzt durch cylindrisches. Jeder Ausführungsgang besitze eine ampulläre Erweiterung, ähnlich den Sinus der Milchdrüse. Dieser Schilderung schließt sich PINARD (1877) durchaus an und ergänzt dieselbe durch die Angabe, daß unter 60 Frauen bei 4 gar keine Gl. areolares gefunden wurden. Die mittlere Zahl der Drüsen auf jeder Areola berechnet PINARD nach seinen Zählungen auf 4. TH. KÖLLIKER (1880, p. 153) betont, daß die MONTGOMERYschen Drüsen entschieden nach ihrem Bau von Talgdrüsen abweichen. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von REIN (1882, p. 470—471) spricht nichts für eine Zusammengehörigkeit der Gl. areolares mit Talgdrüsen. Er hat MONTGOMERYsche Drüsen in dem Warzenhof eines ausgetragenen, neugeborenen Knaben gesehen und bildet eine solche auf Taf. XXIX, Fig. 25 ab, wo ihr tubulöser Charakter und ihre Aehnlichkeit mit der Anlage der Milchdrüse deutlich sichtbar ist, obgleich histologische Details in in der Abbildung nicht zum Ausdruck gebracht sind.

HÖPFNER (1899, p. 28) bezeichnet die MONTGOMERYschen Drüsen direkt als Talgdrüsen.

Von Lehrbüchern äußern sich in demselben Sinne MEYER, (1873, p. 309, 310), KRAUSE (1876, Bd. II, p. 527).

Eine andere Reihe von Lehrbüchern sieht zwar in den Gl. areolares accessorische Milchdrüsen, faßt sie aber doch meist ebenso wie die eigentlichen Milchdrüsen als Talgdrüsen auf. Das gilt für



LANGER (1871, p. 627), TOLDT (1888, p. 604, 1893, p. 374), vielleicht auch für HENLE (1873, p. 555), HYRTL (1889, p. 836), LANDOIS (1893, p. 438), BÖHM und DAVIDOFF (1898, p. 318). NAGEL (1896, p. 116, 123, 129) gibt an, daß die bei Jungfrauen oft kleineren Erhebungen der Gl. areolares auch MORGAGNISCHE Knötchen genannt werden. Er hält die MONTGOMERYSchen Drüsen für rudimentäre Milchdrüsen und diese selbst den Schweißdrüsen, nicht den Talgdrüsen nahe verwandt. Außer den Gl. areolares kämen im Warzenhof Talgdrüsen mit rudimentären Haarbälgen und Schweißdrüsen vor. Nach v. BRUNN (1897, p. 89) zeichnet sich die Areola mammae vor der übrigen Haut aus durch das Vorhandensein von verhältnismäßig großen Talgdrüsen und von accessorischen Milchdrüsen, den Gl. areolares. Die Talgdrüsen bewirken kleine Hervorragungen der Oberfläche. „Die accessorischen Milchdrüsen, in der Zahl von 15 oder mehr unregelmäßig über den Warzenhof verteilt, münden häufig mit den Talgdrüsen zusammen an der Oberfläche aus und sind durch sehr weite Gänge ausgezeichnet, die durch das Corium hindurchgehen und dann in ein in der oberflächlichsten Fettschicht gelegenes Drüsenläppchen übergehen, welches in Bezug auf Aussehen und Zusammensetzung einem kleinen Milchdrüsenläppchen gleicht und dieselben funktionellen Veränderungen durchmacht wie ein solches.“ v. BRUNNS Fig. 106 (p. 90) zeigt dies Verhalten der Gl. areolaris aus dem Warzenhofe einer 45-jährigen Frau bei schwacher Vergrößerung als Uebersichtsbild, auf welchem feinere Details nicht kenntlich sind.

Die bisher geäußerten Ansichten lassen sich in folgende vier Gruppen ordnen:

1) Die Gl. areolares sind Talgdrüsen:

v. HALLER (1757), WEBER (1832), LEYDIG (1857), A. v. KÖLLIKER (1854, 1867), MEYER (1873), KRAUSE (1876), SCHÄFER und SYMINGTON (1896), HÖPFNER (1899), GEGENBAUR (1899), SZYMONOWICZ (1901), W. KRAUSE (1902).

2) Die Gl. areolares sind accessorische Milchdrüsen. Die Frage, ob Talgdrüsen oder Schweißdrüsen, bleibt unerörtert:

WALTER (1775), BURKHARDT (1835, 1838), LANGER (1871), HENLE (1873), TOLDT (1888), HYRTL (1889), LANDOIS (1893), BÖHM und DAVIDOFF (1898), CUNNINGHAM (1902), STÖHR (1903).

3) Die Gl. areolares sind accessorische Milchdrüsen und keine Talgdrüsen:

DUVAL (1861), LUSCHKA (1863), TH. KÖLLIKER (1880), REIN (1882), NAGEL (1896), v. EBNER (1902).

4) Die Gl. areolares sind eine Kombination von großen Talgdrüsen, die eine Höckerbildung an der Oberfläche des Warzenhofes hervorrufen, und kleinen accessorischen Milchdrüsen, deren Ausführungsgang oder Ausführungsgänge mit der Gruppe von Talgdrüsen verbunden sind:

MORGAGNI (1723), MECKEL (1820), MONTGOMERY (1837), HUSCHKE (1844), DUBOIS (1849), DE SINÉTY (1877), PINARD (1877), v. BRUNN (1897).

Ich wende mich nun zur Schilderung meiner eigenen Befunde. Diese gründen sich auf folgendes Material: Stücke aus dem Warzenhof eines 16-jährigen Mädchens, auf welchem makroskopisch sehr deutliche Höcker hervortreten, Teile der Areola einer Frischentbundenen, aus deren Brüsten noch Colostrum sich ausdrücken ließ, und einer Puerpera 3 Wochen post partum, ferner Brustwarzen und Areolae einer 47-jährigen hingerichteten Frau. Bei der großen Schwierigkeit, frisches menschliches Material zu erlangen, ist es nicht zu verwundern, daß ein Teil meiner Präparate nicht allen Anforderungen in Bezug auf histologische Konservierung entspricht. Dabei sind dieselben aber doch völlig genügend zur Entscheidung der hier erörterten Fragen.

Ich beginne mit der Schilderung der Befunde, welche uns Schnitte durch den Warzenhof eines 16-jährigen Mädchens bieten.

Im ganzen ist an den zwei zur Untersuchung exzidierten Stücken auffällig der große Reichtum an schlauchförmigen, mit wohlbegrenztem Lumen versehenen, merokrinen Hautdrüsen, die Spärlichkeit holokriner Talgdrüsen und das Fehlen deutlich erkennbarer Haare, womit nicht gesagt sein soll, daß Haare überhaupt im Warzenhof fehlen.

Erst ein genaues Verfolgen der Serienschnitte ermöglicht eine richtige Beurteilung des Verhaltens der zahlreichen schlauchförmigen Drüsen. Wir erfahren dadurch, daß diese Drüsen in mehreren Formen auftreten, die, von einfachen Zuständen zu immer komplizierteren aufsteigend, eine kontinuierliche Reihe, das Bild eines Entwicklungsganges, darbieten.

Wir gehen bei unserer Schilderung aus von einfachen, knäuelförmig aufgewundenen, typischen Schweißdrüsen mit einem im ganzen gleichmäßig engen Kanal. Dessen Wand bilden kubisch-cylindrische Epithelzellen, welche von einem Mantel epithelialer Muskelzellen umschlossen werden. Nach oben hin wird das Lumen allmählich enger, die epitheliale Wandbegrenzung mehrschichtig, und endlich mündet die Drüse frei auf der Oberfläche der Epi-

dermis aus. Andere, ebenfalls wenig umfangreiche Schweißdrüsen in einfachster Gestalt öffnen sich nicht selbständig auf die Oberfläche der Haut, sondern verbinden sich mit einem eigentümlich gestalteten Abkömmling der Epidermis. Es ist dies ein größtenteils solider epithelialer Zapfen, der nahe an seiner Ursprungsstelle von der Unterfläche der Epidermis schlank ist und rundlichen Querschnitt besitzt. Nach abwärts wird der Zapfen plumper und sehr unregelmäßig gestaltet. Ringsum von seiner Peripherie gehen niedrige, leisten- und lappenförmige Fortsätze aus von verschiedener Höhe. Dieselben verleihen dem Querschnitt eine etwa sternförmige Gestalt. Gegen das Ende des Zapfens in der Tiefe der Lederhaut werden die Leisten immer niedriger und verschwinden schließlich ganz. Der Querschnitt wird wieder rundlich. Der Zapfen endet einfach abgerundet oder besitzt eine geringe papillenähnliche Einstülpung durch eine Wucherung des darunter liegenden Bindegewebes. Bisweilen sah ich mehrere solche Zapfen (2—3) untereinander vereinigt, durch ein einheitliches Anfangsstück mit der Unterfläche der Epidermis in Zusammenhang stehend. Bezüglich des feineren Baues dieser Gebilde ist zu bemerken, daß an dem ganzen Zapfen eine deutliche periphere Lage von Cylinderzellen besteht. Die zentralen Zellen sind entweder rundlich oder auch spindelförmig, langgestreckt und dann der Achse des Zapfens parallel. In der oberen Hälfte des Gebildes findet sich im Zentrum ein feiner Horncylinder, offenbar ein ganz zarter Haarschaft, der einem Kolbenhaar anzugehören scheint, jedenfalls entbehrt er einer Haarzwiebel. Ueber die Gestaltung seines unteren Endes konnte ich keinen rechten Aufschluß gewinnen, da meine Präparate nur Quer- und Schrägschnitte, keine exakten Längsschnitte aufwiesen. In der Umgebung des Horncylinders besteht ein feiner Spalt, gegen welchen hin die zentralen Zellen des Zapfens sich abplatteten und in verhornte Lagen übergehen. In der Regel sitzen dem schlanken Halse dieses epithelialen Fortsatzes nahe seiner Abgangsstelle von der Unterfläche der Epidermis zwei ansehnliche sackförmige Talgdrüsen an. Erst jenseits der letzteren erfolgt die Vereinigung mit dem mehr oder weniger stark erweiterten Ausführungsgange der Schweißdrüse. Es mündet dann ein weiter Trichter auf der Oberfläche, welcher die Sekrete der Talg- und Schweißdrüsen nach außen leitet und außerdem den cylindrischen Haarschaft in sich birgt. Offenbar handelt es sich bei dem geschilderten eines Kolbenhaares (vgl. v. KÖLLIKER, 1889, p. 245). Ich habe solche epithelialen Zapfen um den in Rückbildung begriffenen Haarbalg

unregelmäßig gestaltete Kolbenhaarbälge ziemlich zahlreich im Warzenhof des 16-jährigen Mädchens beobachtet. Nicht immer sind es aber gewöhnliche Schweißdrüsen, die sich ihnen anschließen, sondern auch umfangreichere tubulöse Drüsen, deren wir verschiedene Formen unterscheiden können. Am nächsten schließen sich an die engen Schweißdrüsen solche Drüsenschläuche an, die für bestimmte Strecken in der Tiefe eine starke Erweiterung aufweisen. Ihre Epithelzellen sind niedriger, im übrigen aber die Wand übereinstimmend gebaut. Die Kanäle verlaufen im ganzen wenig geschlängelt. Sehr viel umfangreicher sind andere Schlauchdrüsen, die ganz in der Tiefe der Lederhaut, an der Grenze gegen die Subcutis beginnen, auch gelegentlich in das subkutane Gewebe hinein vordringen. Sie bilden ansehnliche Drüsenmassen, deren secernierende Kanäle anscheinend nicht immer einfach sind, sondern auch stellenweise sich dichotomisch verästeln. Das Lumen dieser Drüsenschläuche ist ein sehr unregelmäßig weites. Sie beginnen eng, werden dann weiter und darauf wieder enger, wobei das Epithel unbedeutende Schwankungen in seiner Höhe zeigt. Besonders charakteristisch für die größeren Drüsen ist eine sehr ansehnliche Erweiterung des Drüsenganges kurz vor dem Uebergang in den sehr viel engeren Ausführgang, eine Art Sinus mit kubischem Epithel und epitheliale Muskelmantel. Letzterer verliert sich allmählich nach oben hin gegen den Ausführgang, wobei das Lumen auf ein Minimum sich beschränkt und die Zahl der Zellschichten in der Wand zunimmt. Mehrere solche Ausführgänge konvergieren nach einem bestimmten Punkt der Oberfläche des Warzenhofes und münden hier nahe nebeneinander unter beträchtlicher trichterförmiger Erweiterung aus, mehr oder weniger innig verbunden mit einem Kolbenhaarbalg und dem ausführenden Hohlraum der zugehörigen Talgdrüsen. Die gesamte Mündungsstelle entspricht der Höhe einer unansehnlichen höckerförmigen Erhebung der Haut des Warzenhofes.

Endlich finden wir noch eine kompliziertere Art von schlauchförmigen Drüsen, die in der Hauptsache ganz tief im subkutanen Gewebe gelegen ist. Wir finden hier sehr langgestreckte, ziemlich weite und unregelmäßig gestaltete Hohlräume (Fig. 1 u. 2), in welche von allen Seiten her zahlreiche längere und kürzere, dichotomisch verzweigte enge Kanäle einmünden. Diese sind bei längerem Verlauf vielfach gewunden. Ueberall besteht nur zweischichtiges Epithel. Dessen innere Schicht wird von kubischen oder annähernd cylindrischen Zellen gebildet (Fig. 2). Die äußeren Zellen in

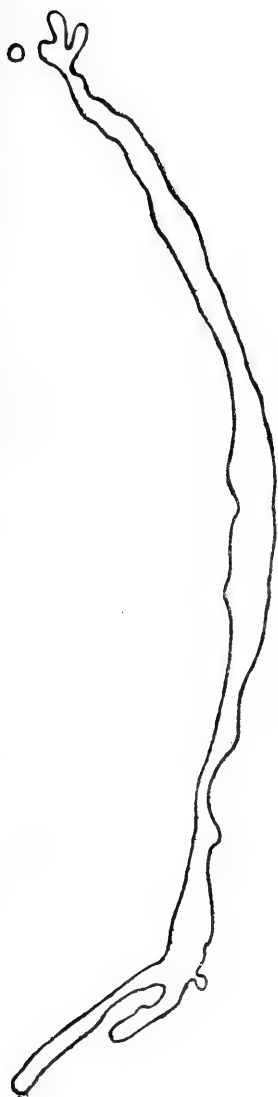


Fig. 1.

Fig. 1. Umrisse eines Drüsenschlauches im Längsschnitt bei schwacher Vergrößerung. Vergr. 1:48.

Fig. 2. Drüsenschlauch bei stärkerer Vergrößerung im Längsschnitt. Vergr. 1:185.



Fig. 2.

den längeren Seitensprossen und auch in der Wand des Hohlraumes schienen gelegentlich den Charakter epithelialer Muskelzellen, wie wir sie von Schweißdrüsen her kennen, zu besitzen, besonders an Schrägschnitten. Die Quer- und Schrägschnitte der Zellen stellen sich dann dar als kleine dreieckige Felder oder schmale Bänder mit auffallend starker Lichtbrechung und leicht gelblicher Färbung. Die Zellen der Innenschicht des weiteren Hohlraums sind oft sehr scharf und deutlich gegen das Lumen abgegrenzt, woraus auf das Vorhandensein einer oberflächlichen Differenzierung, vielleicht eine Art Kutikularsaum geschlossen werden darf. Nach der Oberfläche zu vereinigen sich mehrere der geschilderten weiteren Hohlräume zu einem gemeinsamen Kanal mit engerem Lumen. Auch hier besteht eine doppelte Epithelschicht mit inneren kubisch-cylindrischen Zellen, während an den äußeren Zellen gelegentlich muskulöser Charakter zu bestehen scheint. Nach oben hin wird das Lumen enger, die innere Zellreihe niedriger, so daß beide Zelllagen mehr gleichartig erscheinen. Unter fortdauernder Abnahme des Lumen wird die Wandung des Kanals mehrschichtig mit abgeplatteten und verhornten inneren Zellen. Die Wand erhält dabei eine beträchtliche Dicke, die allmählich wieder abnimmt. Endlich erweitert sich das Lumen zu einem trichterförmigen Hohlraum, der auf einer ziemlich ansehnlichen Erhebung der Haut des Warzenhofes ausmündet. In der Gegend der Mündungsstelle verbindet sich mit dem Endstück der schlauchförmigen Drüse ein Kolbenhaarbalg mit ansehnlichen Talgdrüsensäcken. Auf der Erhebung selbst öffnen sich mehrere derartige tief gelegene und stark verästelte Schlauchdrüsen und daneben auch noch einige der kleineren tubulösen Drüsen mit weiten, gewundenen, einfachen oder dichotomisch geteilten Kanälen und sinuöser Erweiterung vor dem Uebergang in den Ausführgang.

Weniger leicht zu übersehende Bilder ergeben Schnitte durch ein nur kleines und oberflächliches Stück aus dem Warzenhofe einer am Ende der Schwangerschaft gestorbenen Frau. Derselben war noch durch Laparotomie ein reifer Foetus aus dem Uterus entnommen worden. Aus den Brüsten ließ sich wenig helles Colostrum auspressen.

Es zeigt sich eine beträchtliche Vergrößerung der schlauchförmigen merokrinen wie auch der acinösen holokrinen Hautdrüsen.

Die schlauchförmigen Drüsen treten deutlich in verschiedenen Formen auf, die sich aber nicht so scharf feststellen lassen wie im zuerst beschriebenen Fall, da das vorliegende Stück zu klein

ist und nicht tief genug greift, um alle Drüsen von Anfang bis zu Ende zu übersehen. Wir finden reichliche Gruppen gewöhnlicher Schweißdrüsen mit nicht sehr weitem Lumen, deutlichen Muskelbelag und einem langen, engen, in seinen oberflächlichen Teilen gestreckt verlaufenden Ausführung, welchen mehrschichtiges Epithel auskleidet. Er mündet mit ganz feiner Oeffnung auf der Oberfläche neben Talgdrüsen, oder ganz selbständig. Wir finden ferner sehr weite, stark gewundene Drüsenschläuche mit kubischem oder platttem Epithel und deutlichem Muskelzellenbelag. In die weiten Hohlräume scheinen vereinzelt kurze enge Seitenäste einzumünden. Der Ausführung verengt sich allmählich, erhält mehrschichtige Epithelauskleidung und mündet mit trichterförmiger Erweiterung auf einem Höcker. Seine Mündung ist von einem Kranz mächtig entwickelter Talgdrüsen umgeben. Andere Drüsen beginnen in der Tiefe mit einem, vielleicht auch mehreren engeren Kanälchen, nach deren Vereinigung das Lumen zunimmt, um gegen die Oberfläche zu in einen sehr weiten Hohlraum überzugehen mit stark abgeplattetem, zweischichtigem Epithel und nicht mehr deutlichen Muskelzellen. Endlich enthalten die Schnitte eine sehr umfangreiche trichterförmige Mündung, die von starken Talgdrüsen umgeben ist und anscheinend mehrere Kanäle in sich vereinigt. Nur einer derselben konnte genauer verfolgt werden. Er ist von mehrschichtigem Epithel ausgekleidet, verengt sich erst etwas beim Verlauf nach abwärts und wird dann zu einem weiten, unregelmäßig gestalteten Hohlraum, dessen Epithel allmählich zweischichtig wird mit ziemlich platten inneren Zellen. In der Tiefe verengt sich das Lumen wieder und erhält auch eine mehr gleichmäßige, rundliche Form. Sein weiteres Schicksal ließ sich nicht verfolgen. Es erscheint nicht wahrscheinlich, daß benachbarte ansehnliche Gruppen ziemlich weiter Drüsenschläuche mit kubisch-cylindrischem Epithel und deutlichem Muskelbelag in den tiefsten Abschnitt des eben beschriebenen großen Ganges einmünden.

Die drei mir zur Verfügung stehenden Stücke aus dem Warzenhof einer 3 Wochen nach der Entbindung verstorbenen Frau sind leider ebenfalls von nur geringem Umfang. Auch hier findet sich eine reiche Entfaltung von Hautdrüsen, und zwar besonders von tubulösen Formen. Wir beobachten ansehnliche Gruppen im ganzen enger Schweißdrüsenkanäle, die mit kubischem Epithel und deutlichem Muskelbelag ausgestattet sind. Sie liegen in den untersten Schichten der Lederhaut und greifen etwas in das lockere subkutane Gewebe über. Ihre Mündungen

auf der Oberfläche sind teils selbständig, teils verbunden mit Kolbenhaarbälgen, die von umfangreichen Talgdrüsensäckchen begleitet sind. Neben diesen Drüsen fallen andere Schweißdrüsen-schläuche durch die große Weite ihres Lumen auf. Dasselbe wird von einem hohen cylindrischen Epithel begrenzt, welchem außen Epithelmuskelfasern anlagern. Auch diese weiten Kanäle münden oberflächlich mit einem stark verengten Gang, vereinigt mit sehr kompliziert gestalteten Kolbenhaarbälgen oder Gruppen von solchen, denen sich Talgdrüsenpakete anschließen. In den oberflächlichsten Schichten der Subcutis liegt eine große Anzahl stark entwickelter typischer Milchdrüsenläppchen in die subkutanen Fettmassen eingelagert. Die im ganzen nicht weiten Drüsenkanälchen sind von einem einschichtigen Pflasterepithel ausgekleidet. Aus jedem Läppchen geht ein weiterer Ausführungsgang hervor, der sich mit benachbarten zu einem immer mehr an Umfang zunehmenden, im Querschnitt oft unregelmäßig gestalteten Gang vereinigt. Das diesen auskleidende Epithel wird beim Aufsteigen gegen die Mündung allmählich zweischichtig. Der Eintritt dieses Ganges in die Lederhautschicht und die Ausmündung desselben auf der Oberfläche ist leider in den vorliegenden Präparaten nicht erhalten.

Den besten Ueberblick gewährten naturgemäß Serienschritte des Warzenhofes einer 47-jährigen hingerichteten Frau, die mehrmals geboren hatte. Makroskopisch waren auf der Oberfläche keine deutlichen Höcker wahrnehmbar. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in der nächsten Umgebung der Basis der Brustwarze keinerlei epitheliale Bildungen innerhalb der Lederhaut. Erst in einiger Entfernung von der Warze treten ansehnliche schlauchförmige Drüsen auf, welche die ganze, hier beträchtliche Dicke der Lederhaut durchsetzen. Dieselben erscheinen in den mittleren Partien des Corium als sehr weite, etwas unregelmäßig gestaltete Hohlräume, die von einem zweischichtigen cylindrischen Epithel ausgekleidet werden, auf dessen Oberfläche ein deutlicher, scharf begrenzter Saum, eine Art Kutikularsaum, hervortritt. Nach unten hin, gegen das subkutane, lockere Gewebe wird der Hohlraum ganz allmählich etwas enger, und in denselben münden von allen Seiten her in immer mehr zunehmender Zahl kleine, kurze Drüsengänge ein, die wenig gewunden verlaufen und deren enges Lumen ein zwei- oder einschichtiges kubisches Epithel begrenzt. In den tiefsten Lagen der Lederhaut verläuft der Hauptgang immer mehr geschlängelt und teilt sich wiederholt in immer engere Kanäle, die in größere Läppchen von engen, gewundenen Drüsen-



schläuchen mit zwei- bis einschichtigem Epithel und oft nicht wahrnehmbarem Lumen übergehen. Diese Drüsenläppchen gleichen durchaus denen einer nicht funktionierenden Milchdrüse. Verfolgen wir den Hauptgang weiter nach oben, so sehen wir, daß sein Epithel allmählich mehrschichtig wird und schließlich in ein mehrschichtiges Plattenepithel übergeht. Dann nimmt das Lumen und ebenso die Dicke der epithelialen Wand sehr rasch ab, und das schlanke Endstück erreicht die Epidermis, auf der es mit einer mehr oder weniger deutlichen, trichterförmigen Oeffnung ausmündet. Die Mündung ist in manchen Fällen ganz selbständig, in anderen von ansehnlichen Talgdrüsenlappen umgeben. Bisweilen liegen auch mehrere Ausführungsgänge ziemlich nahe beieinander oder vereinigen sich mit ihrem Endstück. Eine warzenförmige Erhebung der Mündungsstelle ist auch im mikroskopischen Bild nicht immer deutlich. Epitheliale Muskelfasern lassen sich nirgends im Verlauf dieser Drüsen nachweisen.

Die eben geschilderte Drüsenart ist an dem vorliegenden Präparat beschränkt auf eine schmale Zone in der Umgebung der Brustwarze. Der periphere Teil des Warzenhofes ist ebenfalls sehr reich an schlauchförmigen Drüsen, die aber sämtlich durch einen deutlichen Belag epithelialer Muskulatur sich auszeichnen. Sie unterscheiden sich aber voneinander durch ihren Umfang, durch die in weiten Grenzen schwankenden Durchmesser ihres Lumen und durch die Beschaffenheit der innersten Epithelschicht, die bald durch sehr große und hohe cylindrische Zellen, bald durch kleine, kubische Elemente gebildet wird. Endlich bestehen auch Verschiedenheiten in der Mündung. Einige Drüsen öffnen sich selbständig auf der Oberfläche, andere Ausführungsgänge schließen sich an Gruppen feiner Wollhaare oder auch an einzelne oder gruppenweise vereinigte, sehr kompliziert gestaltete Kolbenhaarbälge an.

Versuchen wir nunmehr, durch Zusammenfassung der Befunde einen kurzen Ueberblick über die untersuchten Verhältnisse zu bekommen, so ergibt sich folgendes: Die Haut des weiblichen Warzenhofes ist im jugendlichen Zustand, während der Schwangerschaft und Laktation wie auch im späteren Alter reich an Drüsen. Diese kommen in zwei Hauptformen vor, nämlich als gelappte, oberflächlich gelegene holokrine (Talgdrüsen) und als schlauchförmige, mehr tief gelegene merokrine Drüsen. Die ersteren, die Talgdrüsen, sind niemals ganz selbständig für sich. Entweder erscheinen sie als Anhängsel von feinen Haaren, resp. von Kolbenhaarbälgen oder sie umgeben die Mündungen der Schlauchdrüsen.

Letztere zerfallen in zwei Hauptgruppen, nämlich in solche Drüsen, die außerhalb des kubisch-cylindrischen, einschichtigen Drüsenepithels noch eine Umbüllung von epithelialen Muskelfasern besitzen, und in solche, bei denen der ganze Drüsenschlauch von einem zwei- oder einschichtigen Epithel ausgekleidet wird und denen ein Belag von Epithelmuskelfasern gänzlich fehlt oder nur in vereinzelt unsicheren Andeutungen zukommt. Die mit muskulöser Wand versehenen Schlauchdrüsen sind Schweißdrüsen mit verschiedenen Modifikationen nach Höhe des Epithels, Weite des Lumen und Art der Ausmündung. Im einfachsten Fall sind es geknäuelte, enge Kanäle mit niedrigem, kubischem Epithel, die entweder selbständig oder im Anschluß an einen Haarbalg mit Talgdrüsen ausmünden. Ansehnlichere Drüsen besitzen ein streckenweise erweitertes Lumen, meist hohes cylindrisches Epithel und einen verengten Ausführgang, der sich mit einem Haarbalg zu verbinden pflegt. Bei weiterer Komplikation sind die Drüsenkanäle verästelt, bilden in ihrer Gesamtheit größere Gruppen und besitzen kurz vor dem Uebergang in den oberflächlichen Endabschnitt eine starke sinuöse Erweiterung. Auch diese Drüsen schließen sich Haarbälgen an.

Bei weitem am umfangreichsten sind diejenigen Schlauchdrüsen, welche der epithelialen Muskelbekleidung gänzlich oder wenigstens zum größten Teil mit Sicherheit entbehren. Diese gleichen in ihren Hauptgängen und den von vorwiegend einschichtigem Epithel ausgekleideten Endverzweigungen durchaus den Milchgängen und Drüsenläppchen der untätigen Milchdrüse, mit welchen sie auch die sinuöse Erweiterung kurz vor dem Uebergang in den Endabschnitt des Ausführganges gemeinsam haben. Sie münden mit einer trichterförmigen Erweiterung, öfters zu mehreren vereinigt, auf einer mehr oder weniger deutlichen, höckerförmigen Vorragung des Warzenhofes, meist in der Umgebung der Basis der Brustwarze. Die Mündung ist umgeben von ansehnlichen Talgdrüsen, die wohl hauptsächlich die Vorragung bedingen, und schließt sich außerdem vielfach an einen feinen Haarbalg oder den Rest eines solchen an. Ueber das Verhalten des sekretorischen Endabschnittes dieser Drüsen zur Zeit der Laktation bringen leider unsere Präparate keine genügende Auskunft. Darüber kann aber kein Zweifel bestehen, daß wir in der zuletzt geschilderten Drüsenform die *Glandulae areolares* (MONTGOMERY) vor uns haben.

Auf Grund dieser Beobachtungen gelangen wir zu folgendem Ergebnis: Die MONTGOMERYschen Drüsen finden sich im Warzen-

hof der untätigen wie der tätigen weiblichen Milchdrüse. Sie gehören mit den Schweißdrüsen zusammen in die Gruppe der merokrinen Hautdrüsen und stehen dadurch völlig gesondert von den holokrinen Talgdrüsen. Von den typischen Knäueldrüsen oder Schweißdrüsen der Haut unterscheiden sich die MONTGOMERYschen Drüsen durch die gänzlich ausbleibende oder nur vereinzelt und unvollkommen auftretende Umwandlung der tiefen Lage ihres auf weite Strecken zweischichtigen Epithels in kontraktile Faserzellen und stimmen im übrigen in ihrem ganzen Aufbau durchaus mit den Milchdrüsen überein. Ebenso wenig wie bei diesen, berechtigt das Fehlen einer epithelialen Muskulatur in den Schläuchen der MONTGOMERYschen Drüsen zu der Annahme genetischer Beziehungen derselben zu den Talgdrüsen. Ich glaube vielmehr gezeigt zu haben, daß dieselben durch mannigfache Uebergänge mit den eigentlichen Schweißdrüsen verbunden sind. Die mangelnde Ausbildung epithelialer Muskelzellen erscheint sehr wohl verständlich durch die besonderen Verhältnisse der Sekretentleerung, die bei diesen Drüsen nicht selbständig, sondern durch die Saugbewegungen des Kindes und eventuell durch die Kontraktionen der glatten Muskulatur des Warzenhofes erfolgt. Die MONTGOMERYschen Drüsen sind also eine Kombination von oberflächlich gelegenen Talgdrüsen mit tief gelagerten merokrinen Hautdrüsen. Die letzteren bilden den wesentlichen und charakteristischen Abschnitt. Nicht als Bindeglieder zwischen Talgdrüsen und Milchdrüsen, sondern zwischen Schweißdrüsen und Milchdrüsen sind die Gl. areolares (MONTGOMERY) anzusehen.

Ergänzend sei hier berichtet über den Befund an den Brustwarzen eines 27-jährigen hingerichteten Mannes. Schnitte durch den Warzenhof zeigen einzelne starke Haare, auch Kolbenhaare, begleitet von Talgdrüsen, ferner, angeschlossen an die Haarbälge oder auch selbständig, enge Schweißdrüsen neben sehr weiten und umfangreichen Knäueldrüsenschläuchen, welche ein hohes cylindrisches Epithel auskleidet. Die letzteren besitzen Aehnlichkeit mit den großen Schweißdrüsen der Achselhöhle. Endlich kommen vereinzelt MONTGOMERYsche Drüsen durchaus übereinstimmend mit den Befunden beim Weibe und mit gelegentlichen Andeutungen des Vorkommens von Epithelmuskelzellen zur Beobachtung.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1836 BERRES, J., Anatomie der mikroskopischen Gebilde des menschlichen Körpers, Bd. XII, p. 250, Taf. 24, Fig. 1 u. 3; zit. n. HUSCHKE, 1844.
- 1715 BIDLOO, G., Opera omnia anat.-chirurg. L. B.
- 1898 BÖHM, A., u. DAVIDOFF, M. v., Lehrbuch der Histologie des Menschen.
- 1897 v. BRUNN, Haut (Integumentum commune) in: Handb. der Anatomie des Menschen, herausg. von K. v. BARDELEBEN.
- 1838 BURKHARDT, Anatomische Bemerkungen über die Talg- und Schleimbälge, namentlich in den Nymphen. FRORIEPS Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde, Bd. VI, p. 117—119 (aus Bericht Verhandl. Naturf. Ges. Basel 1835).
- 1855 CAZEAX, P., Traité de l'art des accouchements, 5. éd., Paris (DUVAL 1861).
- 1775 CUBOLO, J. B., De mammis observationes anatomicae in Santorini Tab. XVII, Parm., p. 92—110 (nach MECKEL 1820, WEBER-HILDEBRANDT, 1832, HENLE, 1873).
- 1902 CUNNINGHAM, D. J., Textbook of anatomy.
- 1849 DUBOIS, P. A., Traité complet de l'art des accouchements, 1ère livr., Paris, p. 255, 264, 265 (DUVAL, 1861).
- 1861 DUVAL, JOSEPH, Du mamelon et de son auréole, Thèse, Paris, 236 pp.
- 1902 EBNER, V. v., KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. III.
- 1837 FRORIEPS Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde, Bd. IV, p. 153—156, Referat über MONTGOMERY.
- 1899 GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 7. Aufl., Bd. II.
- 1757—1766 HALLER, A. v., Elementa physiologiae corporis humani, Berne et Lausanne, 8 vols, T. VII, 2. partie livr. XXVIII (DUVAL, 1861).
- 1873 HENLE, J., Handbuch der Eingeweidelehre, 2. Aufl.

- 1898 HERTWIG, OSKAR, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.
- 1899 HÖPFNER, LUDWIG, Ueber Vorkommen und mikroskopisches Verhalten überzähliger Brustwarzen beim Menschen, besonders beim Manne. Med. Inaug.-Diss. Jena.
- 1844 HUSCHKE, E., Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers, in: SÖMMERRING, Bau des menschl. Körpers, 2. Aufl., Bd. V.
- 1873 HUSS, MAX, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen beim Menschen und bei Wiederkäuern. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. VII, p. 176—203, 2 Taf.
- 1889 HYRTL, J., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 20. Aufl.
- 1854 KÖLLIKER, ALBERT, Mikroskopische Anatomie, Bd. II, 2.
- 1867 — Handbuch der Gewebelehre, 5. Aufl.
- 1889 — Dasselbe, 6. Aufl., Bd. I.
- 1880 KÖLLIKER TH., Beiträge zur Kenntniss der Brustdrüse. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XIV, p. 141—158, 3 Taf.
- 1876 KRAUSE, W., Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. II, p. 527.
- 1902 KRAUSE, W., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane in: O. HERTWIG, Handb. der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 6.—8. Lief.
- 1893 LANDOIS, L., Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Wien, 8. Aufl.
- 1852 LANGER, CARL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Milchdrüse bei beiden Geschlechtern. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. III, Abt. II, p. 25—38, 3 Taf.
- 1871 — Die Milchdrüse, in: STRICKER, S., Handbuch der Lehre von den Geweben.
- 1857 LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M., Meidinger.
- 1852 LUSCHKA, HUBERT, Die Anatomie der männlichen Brustdrüse. J. MÜLLERS Arch. f. Anat., p. 402—408.
- 1863 — Die Anatomie der Brust des Menschen, Tübingen.
- 1820 MECKEL, JOH. FRIEDR., Handbuch der menschlichen Anatomie, Halle und Berlin, Bd. IV.
- 1873 MEYER, H., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 3. Aufl.
- 1837 MONTGOMERY, W. F., An exposition of the signs and symptoms of pregnancy etc., London.
- 1723 MORGAGNI, J. B., Adversaria anatomica. L. B. Advers. I, p. 11, IV, p. 2, V, p. 10 (V animadv. 6, 7, nach HENLE, 1873).
- 1896 NAGEL, WILHELM, Weibliche Geschlechtsorgane, in: Handb. der Anatomie des Menschen, herausg. von K. VON BARDELEBEN.
- 1877 PINARD, Note pour servir à l'histoire des glandes aréolaires. Bull. Soc. anat. Paris, p. 459—461.
- 1882 REIN, G., Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse, I u. II. Arch. mikr. Anat., Bd. XX, p. 431—501, 2 Taf.; Bd. XXI, p. 678—694, 1 Taf., 2 Textabbildungen.

- 1896 SCHÄFER, E. A., and SYMINGTON, J., Splanchnology, in: QUAIN'S Elements of anatomy, 10. edit., Vol. III, Pt. 4.
- 1897 SCHULTZE, OSKAR, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere.
- 1877 SINÉTY, DE, Sur le développement et l'histologie comparée de la mamelle. Gaz. méd. Paris, Année 47, S. 4, T. VI, p. 68; C. R. Soc. biol. Paris, S. 6, T. IV, p. 42—44.
- 1903 STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie, 10. Aufl.
- 1901 SZYMONOWICZ, LADISLAUS, Lehrbuch der Histologie.
- 1888 TOLDT, C., Lehrbuch der Gewebelehre, 3. Aufl.
- 1893 — CARL v. LANGERS Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie, 5. Aufl.
- 1775 WALTER, JOH. GOTTL., Curae renovatae de anastomosi tubulorum lactiferorum mammae muliebris. In ej. Observ. anat. Berol., p. 34.
- 1832 WEBER, H. E., FR. HILDEBRANDTS Handbuch der Anatomie des Menschen, 4. Aufl., Braunschweig, Bd. IV.
- 1732 WINSLOW, J. B., Exposition anatomique de la structure du corps humain, Amsterdam, T. I et II.

# Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen,

mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes

auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer  
im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**

in Frankfurt a. M.

in Rovigno.

Bisher erschienen:

## Band I.

Inhalt: 1) **F. Römer** u. **F. Schaudinn**, Einleitung, Plan des Werkes und Reisebericht. Mit 2 Karten und 12 Abbildungen im Text. 2) **F. E. Schultze**, Die Hexactinelliden. Mit 4 Tafeln. 3) **J. Thiele**, *Proneomenia thalensis* nov. spec. Mit 1 Tafel. 4) **O. v. Linstow**, Die Nematoden. Mit 2 Tafeln. 5) **H. Ludwig**, Arktische und subarktische Holothurien. 6) **W. Kükenthal**, Die Wale. Mit 12 Abbildungen im Text. 7) **C. Schaeffer**, Die arktischen und subarktischen Collembola. 8) **J. A. Grier**, Die Ophiuriden der Arktis. Mit 5 Textfiguren. 9) **W. Weltner**, Die Cirripeden der Arktis. Mit 1 Tafel und 1 Textfigur. 10) **F. Doflein**, Die Dekapodenkrebse der arktischen Meere. Mit 1 Kartenskizze im Text. 11) **H. Lohmann**, Die Appendicularien. Mit 5 Textfiguren. 12) **W. May**, Die arktische, subarktische und subantarktische Alcyonaceenfauna. Mit 5 Textfiguren. 13) **C. Zimmer**, Die arktischen Cumaceen. Mit 9 Textfiguren. 14) **H. Ludwig**, Arktische Seesterne. 15) **O. Bidentkap**, Die Bryozoen. I. Teil: Die Bryozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land. Mit 2 Tafeln. — Der Preis des ersten Bandes beträgt: 58 Mark.

## Band II.

Inhalt: 1) **H. Ude**, Die arktischen Enchyträiden und Lumbriciden, sowie die geographische Verbreitung dieser Familien. Mit 2 Tafeln. 2) **K. Möbius**, Arktische und subarktische Pantopoden. Mit 1 Karte. 3) **E. Ehrenbaum**, Die Fische. 4) **F. Römer**, Die Siphonophoren. 5) **F. Schaudinn**, Die Tardigraden. 6) **A. Pagenstecher**, Die arktische Lepidopterenfauna. 7) **H. Kiaer**, Die arktischen Tenthrediniden. Mit 1 Karte. 8) **H. Friese**, Die arktischen Hymenopteren, mit Ausschluss der Tenthrediniden. Mit 1 Tafel und 1 Karte. 9) **Al. Mrázek**, Arktische Copepoden. Mit 3 Tafeln und 13 Textfiguren. 10) **G. Breddin**, Die Hemipteren und Siphunculaten des arktischen Gebietes. — Der Preis des zweiten Bandes beträgt: 60 Mark.

## Band III.

Inhalt: 1) **F. Zschokke**, Die arktischen Cestoden. Mit 2 Tafeln und 3 Textfiguren. 2) **Carl Graf Attems**, Myriopoden. 3) **Otto Bürger**, Die Nemeriten. Mit 1 Tafel. 4) **Fritz Römer**, Die Ctenophoren. 5) **Robert Hartmeyer**, Die Ascidien der Arktis. Mit 11 Tafeln u. 52 Textfiguren. 6) **Carl Zimmer**, Die arktischen Schizopoden. Mit 172 Textfiguren. 7) **F. Richters**, Arktische Tardigraden. Mit 2 Tafeln. 8) **H. H. Gran**, Die Diatomeen der arktischen Meere. Mit 1 Tafel u. 6 Textfiguren. Der Preis des dritten Bandes beträgt: 76 Mark.

**Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition** auf

dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

Von der ersten Gruppe liegt die umfangreiche **Oceanographie und maritime Meteorologie** des Herrn **Dr. Gerhard Schott** fertig vor. Dieselbe erschien als erster Band des Unternehmens mit dem Nebentitel:

**Oceanographie und maritime Meteorologie.** Im Auftrage des Reichs-Marine-Amtes bearbeitet von **Dr. Gerhard Schott**, Assistent bei der deutschen Seewarte in Hamburg, Mitglied der Expedition. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Profilen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und mit 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

Weitere Abteilungen des Unternehmens gelangen sofort nach Herstellung des Drucks zur Ausgabe. Von dem nunmehr abgeschlossenen Band III und den im Erscheinen begriffenen Bänden V und VII liegen folgende Abhandlungen vor:

**Bd. III.**

**Prof. Dr. Ernst Vanhöffen**, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII. Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

**Dr. phil. L. S. Schulze**, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis: 5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

**Dr. phil. Paul Schacht**, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 13,— M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst Erörterung der Terriolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze. Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

**Joh. Thiele**, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis: 3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

**K. Möbius**, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

**Günther Enderlein**, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 17 M., Vorzugspreis: 15 M.

**Bd. V.**

**Johannes Wagner**, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

**Bd. VII.**

**v. Martens und Thiele**, Die beschalteten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof. v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

**Dr. Emil von Marenzeller**, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M., Vorzugspreis: 12 M.

**Franz Ulrich**, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

**Ant. Reichenow**, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.

**Bruno Jurich**, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

**Joh. Thiele**, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Ferner erschien Band IV des Unternehmens mit dem Nebentitel:

**Hexactinellidae** bearbeitet von **Fr. E. Schulze**, Professor in Berlin. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis: 120 Mark.

Band VI des Unternehmens mit dem Nebentitel:

**Brachyura** bearbeitet von **Dr. Franz Doflein**, Privatdozent an der Universität München, II. Konservator der zoologischen Staatssammlung. Mit 58 Tafeln, einer Texttafel und 68 Figuren und Karten im Text. Preis: 120 Mark.



6692

# Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

## Neununddreissigster Band.

Neue Folge, Zweiunddreissigster Band.

Drittes und viertes Heft.

Mit 6 Tafeln und 70 Figuren im Text.

### Inhalt.

- BOVERI, THEODOR, Zellen-Studien V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Mit Tafel XIX und XX und 7 Figuren im Text.
- TOTZAUER, ROBERT J., Nieren- und Gonadenverhältnisse von Haliotis. Mit Tafel XXI–XXIII.
- SCHMIDT, HEINRICH, Zur Anatomie und Physiologie der Geckkopfote. Mit Tafel XXIV und 2 Figuren im Text.
- HÄCKER, VALENTIN, Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phäosphären der „Valdivia“- und „Gauss“-Ausbeute. Mit 28 Figuren im Text.
- GERHARDT, ULRICH, Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Mit 33 Figuren im Text.
- HAECKEL, ERNST, Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts.
- WALTHER, JOHANNES, Aus der Geschichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaften zu Jena.
- Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1904 erstattet von BERNHARD RIEDEL, d. Z. I. Vorsitzenden.

---

Preis: 18 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.  
1905.

**Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter** (*Pelias berus* Merr.) Teil I:

Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios. Bearbeitet von Dr. med. **Emil Ballowitz**, a. o. Professor der Anatomie und Prosektor am anatomischen Institut der Universität Greifswald. Mit 10 lithographischen Tafeln und 59 Textfiguren. 1904. Preis: 40 Mark.

**Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden.** Von Dr. **Friedrich**

**Blochmann**, Professor an der Universität Tübingen. Erster Teil. Mit 7 Tafeln und 7 Blatt Erklärungen. 1892. Preis: 25 Mark. Zweiter Teil. Die Anatomie von *Discinisca Lamellosa* (Broderip) und *Lingula Anatina* Bruguière. Mit einem Atlas von 12 lithographischen Tafeln und 14 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 30 Mark. Preis für das vollständige Werk: 55 Mark.

**Zellen-Studien.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Professor an der Universität

Würzburg. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megaloccephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megaloccephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark. — Soeben erschienen: Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Preis: 4 Mark.

**Das Problem der Befruchtung.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 19 Textabbildungen. Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des**

**Zellkerns.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Prof. an der Univ. Würzburg. Mit 75 Abbildungen im Texte. 1904. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Beiträge zur einer Trophocöltheorie.** Betrachtungen und Suggestionen über

die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. Von Dr. **Arnold Lang**, Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie a. d. Univ. und am Eidg. Polytechnikum in Zürich. Mit 6 Tafeln und 10 Textfiguren. Preis: 16 Mark.

**Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta***

**agilis**). Von **Karl Peter** in Breslau. Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1904. (Bildet zugleich Heft IV der „Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere“, herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel, Freiburg i. Br.) 1904. Preis: 25 Mark.

**Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen**

**Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—1893 von **Richard Semon**. Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier. II. 2. Teil. I. Lieferung.** (Des ganzen Werkes Lieferung 22.) Mit 36 lithographischen Tafeln und 162 Abbildungen im Text. Text und Atlas. Preis: 80 Mark.

Inhalt: G. Alexander, Entwicklung und Bau des inneren Gehörorganes von *Echidna aculeata*. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbeltierohres. — Rudolf Disselhorst, die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen. — Franz Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates von *Echidna aculeata* var. *typica*. — Franz Keibel, Zur Entwicklung der Leber, des Pankreas und der Milz bei *Echidna aculeata* var. *typica*.

# **Zellen-Studien V.**

## **Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen.**

Von

**Dr. Theodor Boveri,**

Professor an der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel XIX u. XX und 7 Figuren im Text.

### **I. Einleitung.**

Die im Folgenden mitgeteilten Untersuchungen knüpfen an eine Beobachtung an, die ich im Jahr 1889 gemacht habe. Als ich damals Seeigelplutei, die ich aus kernlosen Eifragmenten, nach monospermer Befruchtung, isoliert gezüchtet hatte, mit gleich-alterigen Plutei aus kernhaltigen Fragmenten verglich, konnte ich feststellen (7), daß diese beiderlei Larven, die im übrigen ganz gleichartig ausgebildet sind, sich sehr deutlich durch die Größe ihrer Kerne unterscheiden. Entsprechend der genau halb so großen Chromatinmenge, mit der das monosperme kernlose Fragment seine Entwicklung beginnt, zeigten sich auch die Kerne des aus ihm entstandenen Pluteus beträchtlich kleiner als die einer sonst gleichwertigen Larve mit normalem ersten Furchungskern. Aus diesem Befund leitete ich die Berechtigung ab, nun auch bei Massenkulturen, in denen kernhaltige und kernlose Fragmente gemischt vorlagen, aus der Kerngröße der Larven Schlüsse auf die Anwesenheit oder den Mangel des Eikerns zu ziehen.

Nachdem dieser Schluß von SEELIGER (43), auf Grund einer Wiederholung eines Teiles meiner Versuche, beanstandet worden war, habe ich später (10) von zwei im Jahr 1889 isoliert gezüchteten Plutei von *Echinus microtuberculatus*, von denen der eine aus einem kernhaltigen, der andere aus einem kernlosen Fragment stammte, einige Kerne der Scheitelregion abgebildet, um daran den Unterschied der Kerngröße zu zeigen. Diese Bilder waren leider in zweierlei Hinsicht unvollkommen. Einmal waren die Lithographien nicht genau den Originalen entsprechend ausgefallen; sie zeigen den Größenunterschied der Kerne etwas zu

gering. Zweitens aber waren die Originale selbst, vor allem wegen der sehr geringen Zahl der gezeichneten Kerne bei beträchtlicher Schwankung der Kerngröße in jeder Larve, nichts weniger als glückliche Illustrationen des behaupteten Verhaltens. Es mag gestattet sein, zur Erklärung dieser Mangelhaftigkeit hier nachträglich noch einige Worte zu sagen. Als ich vor 15 Jahren während eines Osterferienaufenthalts an der zoologischen Station in Neapel jene Versuche anstellte und dabei die relative Kerngröße der Larven prüfte, führte ich dies in der Weise aus, daß ich gleich nach Fertigstellung der in Hämatoxylin gefärbten und in Glycerin eingebetteten Präparate aus entsprechenden Larvenregionen bei gleicher Vergrößerung mittelst des Zeichenapparates eine größere Anzahl Kernkonturen skizzierte und die so erhaltenen Zeichnungen verglich. Diese Skizzen waren für mich ausreichend, um die Abhängigkeit der Kerngröße der Larven vom Chromatingehalt des Eies klar zu erkennen. Sie sollten dann bei der späteren Ausarbeitung durch neue, auch andere Verhältnisse berücksichtigende Zeichnungen nach den Präparaten ersetzt werden, und deshalb bewahrte ich sie gar nicht auf. Als dann aber nach einigen Monaten alle meine wichtigeren Präparate durch die Säurewirkung des Glycerins sowohl ihr Kalkskelett wie ihre Kernfärbung und damit ihre wesentlichsten Charaktere verloren hatten<sup>1)</sup> und ich sie im ersten Mißmut, sehr voreilig, wegwarf, war diese Absicht vereitelt. Nur durch Zufall waren jene beiden mangelhaften Skizzen der Kernverhältnisse, da sie sich auf einem mir sonst wertvollen Blatt befanden, erhalten worden; und so kamen sie als das einzige noch vorhandene Dokument in die Arbeit von 1895.

Seit jener Zeit stand es mir als eine Aufgabe vor Augen, nochmals das zur Prüfung unserer Frage nötige Material zu gewinnen; und nachdem es mir möglich war, mit Unterstützung der Königl. preußischen Akademie der Wissenschaften den Winter 1901/2 an der zoologischen Station zu Neapel zuzubringen und neben anderen Versuchen auch diese wieder vorzunehmen, bin ich nun in der Lage, jene alte Angabe mit einer Reihe von Beweisstücken zu belegen, die an ihrer Richtigkeit keinen Zweifel mehr lassen werden<sup>2)</sup>.

---

1) Vgl. das in 10, p. 394 hierüber Gesagte.

2) In Kürze habe ich hierüber schon in meinem Aufsatz „Ueber mehrpolige Mitosen etc.“ (15) berichtet, sowie in der Schrift: „Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns“ (18), wo sich auch bereits einige zugehörige Abbildungen finden.

War mir aber damals jenes konstatierte Größenverhältnis der Kerne nur Mittel zu einem anderen Zweck, so tritt es hier rein für sich selbst als ein celluläres und entwicklungsphysiologisches Problem auf, das eine eingehendere Behandlung wohl zu verdienen scheint.

## II. Nomenklatur.

Ich hatte diese Arbeit vollständig niedergeschrieben, ohne neue Namen einzuführen. Der allgemein angenommene Ausdruck „Merogonie“ schien geeignet, der Nomenklatur zu Grunde gelegt zu werden; im übrigen suchte ich mich mit Umschreibungen zu behelfen. Allein die ganze Darstellung hatte so sehr unter diesem konservativen Verfahren zu leiden, daß ich mich am Ende doch genötigt sah, eine einheitliche Terminologie für unseren Zweck zu bilden.

Der Name „Merogonie“ ist von DELAGE (19) für die Entwicklung von befruchteten Eifragmenten ohne Eikern eingeführt worden. Allein die Bezeichnung „Merogonie“ soll nach DELAGE nicht etwa ausdrücken, daß nur ein „Teilkern“ vorhanden ist, so daß der „Merogonie“ die normale Entwicklung als „Amphigonie“ gegenüberzustellen wäre, sondern die Verbindung mit *μέρος* bedeutet bei DELAGE, daß die Entwicklung von einem Bruchstück des Eileibes ausgeht, und er unterscheidet je nach der Größe des Bruchstücks hemigonische, tritogonische Larven etc. Damit ist aber der Terminus zu einer konsequenten Anwendung und Weiterbildung mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse unbrauchbar. Er bedeutet, streng genommen: Entwicklung aus einem Teil des Eies, und es ist im Grund nur folgerichtig, wenn z. B. KATHARINER (33) die von ihm festgestellten Fortpflanzungsverhältnisse des Gyrodactylus als „natürliche Merogonie“ bezeichnet hat.

Es scheint mir nun, daß die Ausdrücke, die ich im Folgenden vorschlage, nicht nur für die Verhältnisse, die uns hier beschäftigen, sondern allgemeiner brauchbar sein dürften. Ich bezeichne den einzelnen Vorkern des Eies, den ja schon E. VAN BENEDEN „Halbkern“, wenn auch in einem nicht ganz annehmbaren Sinne, genannt hatte, als Hemikaryon, im Speziellen den Eikern als Thelykaryon, den Spermakern als Arrhenokaryon. Auch alle Kerne, welche von isolierten Ei- oder Spermakernen ab-

stammen, sind Hemikaryen. Der erste Furchungskern und seine Abkömmlinge erhalten den Namen Amphikaryon. Durch die Reduktion in der Oo- und Spermatogenese entsteht aus dem Amphikaryon wieder das Hemikaryon. Ein normaler, aus einem befruchteten Ei entstandener Organismus ist sonach amphikaryotisch, ein aus einem befruchteten Ei ohne Eikern entstandener ist arrhenokaryotisch, ein durch künstliche Parthenogenese entstandener Seeigelpolteus ist thelykaryotisch. Die beiden letzteren sind in gleicher Weise hemikaryotisch.

Soll der Kernzustand eines solchen Keimes kurz bezeichnet werden, so lassen sich die Ausdrücke Amphikaryose, Hemikaryose etc. anwenden.

Haben sich die Chromosomen des ersten Furchungskerns ohne Kernteilung verdoppelt (siehe p. 460), so haben wir ein Diplokaryon, und es entsteht ein diplokaryotischer Organismus.

Organismen endlich, die im einen Bereich normale Kerne, im anderen nur Derivate eines Eikerns oder solche eines Spermakerns besitzen, heißen partiell-thelykaryotisch, bzw. partiell-arrhenokaryotisch. Es versteht sich bei diesem Ausdruck von selbst, daß der andere Teil des Organismus typisch-normal — amphikaryotisch — ist, wie wir ja auch, wenn wir z. B. von partiellem Riesenwuchs reden, ohne weiteres einen normalgroßen Teil des Körpers voraussetzen.

Dies wären die Ausdrücke, die im Folgenden Verwendung finden; es ist klar, daß die Art und Weise, wie sie gebildet sind, für weitere Spezialfälle Raum läßt.

### III. Spezieller Teil.

Die Frage, ob die Chromatinmenge, mit der ein Organismus seine Entwicklung begonnen hat, in seinen späteren Zuständen noch nachwirkt, stellt uns vor die Aufgabe, gleichwertige Bereiche identischer Entwicklungsstadien zu gewinnen, die sich von äquivalenten Ausgangszellen, aber mit verschiedenem, und zwar bestimmt verschiedenem Chromatinbestand ableiten. Diese Bedingungen können bei Seeigellarven in zweierlei Weise erfüllt werden, einmal dadurch, daß man verschiedene Larven miteinander vergleicht, welche aus gleichwertigen Eiern, nur mit verschiedener Chromatinmenge, hervorgegangen sind, zweitens, indem man von einer und derselben Larve verschiedene, und zwar

symmetrische Bereiche vergleicht, von denen sich feststellen läßt, daß sie von Blastomeren mit verschiedener Chromatinmenge abstammen.

Es gibt, soweit ich sehe, bis jetzt drei Möglichkeiten, sich Vergleichsobjekte der ersten Art zu verschaffen, zwei Modi, solche der zweiten Art zu gewinnen, im ganzen also fünf Versuchsanordnungen, die ich im Folgenden aufzähle.

1) Es werden vom gleichen ♀ einerseits kernhaltige, andererseits kernlose Fragmente, nach monospermer Befruchtung mit Samen des gleichen ♂, zu Larven aufgezogen (Amphi- und Arrhenokaryose).

2) Es wird durch einen experimentellen Eingriff die erste Teilung des Eies unterdrückt und dasselbe dadurch gezwungen, seine Entwicklung mit der doppelten der normalen Chromatinmenge zu beginnen; als Vergleichsobjekt dienen die normalen Larven der gleichen Zucht (Amphi- und Diplokaryose).

3) Es wird von dem gleichen ♀ ein Teil der Eier befruchtet und seiner normalen Entwicklung überlassen, ein anderer zu parthenogenetischer Entwicklung gebracht (Amphi- und Thelykaryose).

4) Eine vierte Möglichkeit ist in der von mir (5) unter dem Namen „partielle Befruchtung“ beschriebenen Abnormität gegeben, bei der in einem monosperm befruchteten Ei der ganze Spermakern in die eine Blastomere übergeht, während der Eikern in typischer Weise auf beide Zellen verteilt wird. Hier stammt also die Hälfte der Larve von einer Blastomere mit normaler, die andere von einer solchen mit der Hälfte der normalen Chromatinmenge ab (partielle Thelykaryose).

5) Einen ähnlichen Effekt hat Doppelbefruchtung in denjenigen Fällen, wo der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt und wo dann zwei voneinander unabhängige dizentrische Figuren entstehen. Teilt sich ein solches Ei simultan in 4 Zellen, so enthalten 2 von ihnen doppelt so viel Chromatin als die beiden anderen (partielle Arrhenokaryose).

---

Voraussetzung für einwandsfreie Resultate bei allen diesen Versuchen ist, daß die Chromatinmenge in den Geschlechtszellen eines und desselben Individuums die gleiche und beim Männchen so groß ist wie beim Weibchen.

Ueber diese Verhältnisse habe ich bereits im Jahre 1890 (8) eingehende Beobachtungen mitgeteilt, welche unsere Forderung bestätigen. Ich vermochte damals bei *Echinus microtuberculatus*

für den sich isoliert teilenden Eikern, wie für den sich selbständig teilenden Spermakern 9 Chromosomen festzustellen, für die normale erste Furchungsspindel 18. Allerdings fand ich damals neben etwa 40 Fällen, welche diese Zahlen darboten, 4 mit einer größeren Chromosomenzahl, und wir müssen uns nach dieser Tatsache darauf gefaßt machen, daß durch solche Abnormitäten unsere Versuchsergebnisse unter Umständen getrübt werden könnten. Doch sei gleich hier bemerkt, daß mir in der Gesamtheit aller meiner Versuche nur ein einziges Objekt vorgekommen ist, welches in seiner Kerngröße anders beschaffen war, als ich nach den Kernverhältnissen bei Beginn der Entwicklung erwartet hatte.

Im Uebrigen glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, daß der Prozentsatz, in dem bei Echiniden abnorme Chromosomenzahlen in der Natur vorkommen, viel geringer ist, als es nach meinen damaligen Zählungen scheinen könnte. Es sind die Chromosomen von Seeigelkeimen seither von verschiedenen Forschern gezählt worden, so von MORGAN (34), R. HERTWIG (31), E. B. WILSON (50, 51), Y. DELAGE (19, 20), wobei sich, abgesehen von kleinen Schwankungen, welche vielleicht auf kaum zu vermeidende Fehler bei der Zählung zurückzuführen sind, eine vollkommene Konstanz ergab<sup>1)</sup>. Auch ich selbst habe neuerdings bei nicht wenigen Zählungen an Echinus-, Strongylocentrotus- und Sphaerechinus-Eiern immer annähernd die gleichen Zahlen gefunden.

Danach können die Fehlerquellen dieser Art als so gering bezeichnet werden, daß sie für die richtige Beurteilung der Versuchsergebnisse bedeutungslos sind.

**a) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und arrhenokaryotischen (merogonischen) Larven.**

Zu diesen Versuchen eignet sich von den Neapler Species weit-  
aus am besten *Echinus microtuberculatus*, weil sich seine Eier

---

1) Nur N. M. STEVENS (45) hat, wie ich, bei *Echinus microtuberculatus* einige Ausnahmehzahlen gefunden und gleichzeitig mit mir im Jahre 1902 die merkwürdige Tatsache festgestellt, daß die typischen Zahlen bei dieser Species 36—18 sind, während ich 1888, als ich meine ersten Zählungen anstellte, die Zahlen 18—9 gefunden hatte. Danach wäre anzunehmen, daß dieser Seeigel gleich dem Pferdespulwurm in zwei Varietäten vorkommt, von denen die eine doppelt so viele Chromosomen besitzt als die andere.



am leichtesten zerschütteln lassen und weil ihre feinkörnige Zellsubstanz die Anwesenheit oder das Fehlen des Kernes am klarsten feststellen läßt. Ich habe die Versuche in der nämlichen Weise ausgeführt, wie im Jahr 1889 (7). Die unbefruchteten Eier wurden durch kräftiges Schütteln in einem Reagenzröhrchen fragmentiert, das ganze Material dann durch mehrmaliges Absetzenlassen und Erneuern des Wassers gereinigt, worauf unter dem Mikroskop möglichst große kernlose und entsprechende kernhaltige Fragmente ausgewählt und isoliert wurden. Nachdem sich seither H. WINKLER (53), E. B. WILSON (51) und PETRUNKEWITSCH (39) des gleichen Verfahrens zur Gewinnung kernloser Eifragmente bedient haben, wird dessen Zuverlässigkeit keinem Einwand mehr begegnen.

Die von einem und demselben Weibchen isolierten kernlosen und kernhaltigen Bruchstücke wurden sodann mit Sperma des gleichen Männchens befruchtet und nach Eintreten der ersten Zellteilung kontrolliert. Nur die zur richtigen Zeit in zwei Zellen geteilten Eier wurden weiter gezüchtet, ungeteilte oder mehrteilige beseitigt.

Versuche dieser Art, so einfach sie an sich sind, hängen von einer Reihe von Umständen ab, und man darf nicht auf unfehlbares Gelingen rechnen. Aus zahlreichen Erfahrungen glaube ich schließen zu dürfen, daß, je leichter sich Eier zerschütteln lassen, um so leichter auch die sich entwickelnden Fragmente schädigenden Einflüssen erliegen. Auch individuell sind in dieser Beziehung die einzelnen Eier offenbar verschieden. Daß die Prozeduren des Isolierens sehr häufig schädigend wirken, davon kann man sich durch Vergleichung mit Massenkulturen leicht überzeugen. Auch ist, wie schon früher angedeutet, nicht zu bezweifeln, daß kernlose Fragmente im allgemeinen weniger widerstandsfähig sind als kernhaltige. Des weiteren ist zu beachten, daß nach meinen Versuchen an Strongylocentrotuseiern (14, 15) rein animale Fragmente sich nicht über das Blastulastadium hinaus entwickeln, was vermutlich für Echinus gleichfalls gilt. Auch dieses Moment kann unter Umständen zu Mißerfolgen führen.

So ist es erklärlich, daß auch unter meinen Versuchen im Winter 1901/1902 zuerst mehrere waren, die aus dem einen oder anderen Grund ungenügend oder wenigstens nicht ganz befriedigend ausfielen, bis endlich einer in jeder Hinsicht so tadellos gelang, daß damit dieser Teil der gestellten Aufgabe als erledigt betrachtet werden durfte. Ich setze die Ergebnisse dieses letzten Versuches

an den Anfang, um dann noch auf einige der vorausgehenden zurückzukommen.

### Versuch vom 31. März 1902.

Es wurden aus zerschüttelten Eiern von *Echinus microtuberculatus* einerseits 21 kernhaltige, andererseits 36 kernlose Stücke isoliert und dann befruchtet. Die kernhaltigen lieferten 13, die kernlosen 7 wohlgebildete Plutei, welche jedoch sämtlich in ihrer Entwicklung so träg waren, daß erst am 3. April das Stadium des jungen Pluteus erreicht war, in welchem sie durch Formolzusatz getötet wurden.

Zwei in Größe und Form nahezu übereinstimmende Objekte sind in Figg. 1a und 2a (Taf. XIX) abgebildet, das erstere aus einem der isolierten kernhaltigen, das letztere aus einem der kernlosen Fragmente stammend. Ein auffallender Unterschied liegt in der völligen Pigmentlosigkeit der hemikaryotischen Larve. Auch 4 andere der 7 hemikaryotischen Plutei zeigten diese Eigentümlichkeit. In der Nachbarschaft des Skelettes waren, wie die Figuren zeigen, einzelne der primären Mesenchymzellen (Kalkbildner) mit Sicherheit an ihrer glatten kugeligen Oberfläche zu erkennen. Man bemerkt, daß die der hemikaryotischen Larve erheblich kleiner sind; die Durchmesser verhalten sich ungefähr wie 3 : 4.

Die Analwand dieser beiden Plutei nach den gefärbten Präparaten ist in Figg. 1b und 2b gezeichnet. Die Kerne sind so genau wie möglich mit dem Zeichenapparat eingetragen; außerdem wurden bei Anfertigung der Zeichnungen noch Photogramme zu Hilfe genommen, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Kollegen SOBOTTA verdanke. Ich hatte ursprünglich die Absicht gehabt, die festgestellten Kernverhältnisse durch Reproduktionen solcher Photographien zu illustrieren, mußte mich aber alsbald überzeugen, daß damit sehr wenig genützt wäre. Bei der starken Krümmung der Larvenflächen, welche bei stärkerer Vergrößerung immer nur ganz wenige Kerne scharf einzustellen erlaubt, sind die Photographien so unvollkommen und geben besonders von den nicht scharf abgebildeten Kernen so ungenaue Bilder, daß eine sorgfältig ausgeführte Zeichnung bei weitem vorzuziehen ist. Ich glaube dafür eintreten zu können, daß der Größenunterschied der Kerne, wie ihn die Figuren zeigen, jedenfalls nicht übertrieben ist.

Figg. 1c und 2c zeigen bei stärkerer Vergrößerung kleine Stücke optischer Durchschnitte von entsprechenden Stellen der

Scheitelwand der beiden Plutei; ich komme auf diese Bilder unten zurück.

Wie ich schon bei anderer Gelegenheit (15, 18) kurz mitgeteilt habe, steht in engster Beziehung zu dem Verhältnis der Kerngröße der beiderlei Larven eine Proportion der Kernzahl und also auch der Zellenzahl. Schon ein flüchtiger Blick auf Figg. 1b und 2b lehrt, daß die großkernige amphikaryotische Larve auf gleichem Bereich erheblich weniger Kerne besitzt als die kleinkernige hemikaryotische. Zahlenmäßig habe ich darüber Folgendes festgestellt. Auf den Zeichnungen der Figg. 1b und 2b wurden die Ektodermkerne der indifferenten Körperwand (also mit Ausschluß der Wimperschnurkerne) gezählt, was für die amphikaryotische Larve 167, für die hemikaryotische 317 ergab.

Für eine Zählung der Wimperschnurkerne sind die beiden, in ziemlich kleinem Maßstab ausgeführten Zeichnungen nicht genau genug. Es liegen nämlich, besonders in der kleinkernigen Larve, die Kerne durchgehends in mehreren Schichten; nur die höchsten und sich nicht deckenden sind in den Figuren wiedergegeben. Zum Zweck der Zählung wurde von jeder Larve mit stärkerer Vergrößerung die Hälfte des analen Wimperschnurbereichs von der Medianebene bis zur Umbiegung in die Seitenregion mit Ausschluß der Randpartie, wo sich die Kerne zu decken beginnen, genau gezeichnet. Es ergab

die amphikaryotische Larve	86 Kerne
die hemikaryotische	„ 163 „

Sonach besäße die aus dem kernhaltigen Fragment stammende Larve etwas über halb so viele Kerne als die aus dem kernlosen. Natürlich sind diese Zählungen nur annähernd genau, und es ist sehr wohl möglich, daß bei Zählung sämtlicher Kerne der beiden Larven das Ergebnis ein etwas anderes wäre. Aber daß das Verhältnis ungefähr das von 1 : 2 ist, ist sicher.

Die übrigen Larven der beiden Kategorien stimmen mit den beschriebenen überein. Sämtliche amphikaryotische Plutei des Versuches weisen in Größe und Dichtigkeit der Kerne die Verhältnisse der Fig. 1b auf. Die 6 hemikaryotischen Plutei, die der Versuch außer dem beschriebenen noch ergeben hatte, zeigten sich kleinkernig und entsprechend vielzellig. Leider gingen sie, ehe ich sie genauer untersuchen konnte, durch eine Ungeschicklichkeit verloren, so daß ich speziellere Angaben über sie nicht machen kann.

## Versuch vom 25. März 1902.

Aus fragmentierten Eiern von *Echinus microtuberculatus* wurden 24 kernlose Stücke isoliert und dann befruchtet. Nur 11 davon zeigten typische Zweiteilung und wurden weitergezüchtet. Das Ergebnis dieser Zucht war sehr ungünstig; es entwickelte sich nur eine einzige normale Gastrula, die, da sie über dieses Stadium nicht hinauszugehen schien, am 27. März getötet wurde.

Von den isolierten kernhaltigen Fragmenten wurden 15 typisch zweigeteilte weitergezüchtet. Zwei davon, welche sich in sehr kleinen Schälchen befanden, wurden während der Gastrulation krank und deshalb aufgegeben. Die übrigen 13 entwickelten sich zum größeren Teil gut; am 27. März wurden gleichzeitig mit der hemikaryotischen Gastrula 2 möglichst ähnliche amphikaryotische konserviert. Die übrigen 11 hatten am 28. März 7 normal gebildete Plutei ergeben, die nun abgetötet wurden.

Gleichzeitig mit diesen wurden die aus dem allgemeinen Schüttelmateriel entstandenen Larven getötet und die Zwerglarven herausgesucht. Endlich wurden zur gleichen Zeit Plutei einer normalen Kontrollzucht von den gleichen Eltern konserviert.

Der Versuch ergab also nur ein einziges isoliert gezüchtetes arrhenokaryotisches Objekt vom Stadium der fertigen Gastrula, zu diesem zwei ungefähr entsprechende, isoliert gezüchtete Vergleichsobjekte aus kernhaltigen Fragmenten. Figg. 3 und 4 zeigen eine Anzahl Ektodermkerne der beiden amphikaryotischen Larven, Fig. 5 eine entsprechende Region der hemikaryotischen. Sowohl das Verhältnis in der Größe, wie in der Dichtigkeit der Kerne ist genau das gleiche wie im vorigen Versuch.

Des weiteren wurden die 7 Plutei, die aus den kernhaltigen Fragmenten hervorgegangen waren, auf ihre Kernverhältnisse untersucht. Sie zeigen ganz übereinstimmend die Kerngröße und ungefähr die Dichtigkeit des Pluteus der Fig. 1. Desgleichen stimmen 50 beliebig ausgewählte und dann auf Größe und Zahl der Kerne untersuchte Plutei der normalen Kontrollzucht vollkommen miteinander überein. Aber, was nun noch speziell hervorzuheben ist, die Kerngröße aller dieser sicher amphikaryotischen Larven von sehr verschiedener Größe und im Stadium zwischen weit vorgeschrittenen Gastrulae und wohlausgeprägten Plutei sich bewegend, ist wesentlich die gleiche und schwankt innerhalb von Grenzen, welche gegenüber dem Gegensatz,

in dem alle diese Objekte zu der hemikaryotischen Gastrula (Fig. 5) stehen, verschwinden.

Mit dieser Gleichartigkeit kontrastiert in der zu erwartenden Weise das Ergebnis der Prüfung der aus dem Schüttelmaterial in Massenkultur entstandenen Zwerglarven. Es ist klar, daß darunter sowohl amphikaryotische wie hemikaryotische Objekte sein müssen, und demgemäß finden sich hier Zwergplutei von zwei aufs klarste unterschiedenen Kerntypen. Die einen weisen die Kerngröße der Normallarven und der isoliert gezüchteten amphikaryotischen Zwergplutei auf, die anderen verhalten sich in Größe und Zahl der Kerne zu ihnen wie der hemikaryotische Pluteus der Fig. 2 zu dem amphikaryotischen der Fig. 1. Nur ist es in der Massenkultur, wo die schädigende Wirkung des Isolierens wegfällt, leicht, von beiden Typen ältere Plutei mit wohlentwickelten Anal- und Oralarmen zu erzielen.

Mit unseren letzten Konstatierungen sind einige Fragen berührt, deren genauere Erörterung an dieser Stelle eingeschaltet sein mag. Sollen die Untersuchungsergebnisse streng beweisend sein, so ist die Voraussetzung zu machen, daß die normalen Larven eines Elternpaares hinsichtlich ihrer Kerngröße und relativen Kernzahl einen völlig gleichartigen Typus darstellen. Würden unter ihnen solche Verschiedenheiten vorkommen, wie zwischen Figg. 1b und 2b oder zwischen Figg. 4 und 5, so würde auch bei isolierter Züchtung unser Ergebnis nichts beweisen. Es ist daher notwendig, über diesen Punkt volle Sicherheit zu gewinnen.

Es ist soeben für den letztbesprochenen Versuch konstatiert worden, daß 50 beliebig ausgewählte Plutei der normalen Kontrollzucht hinsichtlich der Größe und Dichtigkeit der Kerne sich vollkommen gleichartig beschaffen zeigten, und es ist nun noch hinzuzufügen, daß Abweichungen überhaupt nicht zur Beobachtung kamen.

Diese durchgängige Uebereinstimmung zwischen den normalen Larven einer Zucht habe ich auch bei anderen Proben gefunden. Ich habe außerdem einen meiner Schüler, Herrn Dr. H. SCHMIDT, veranlaßt, an einer von mir in Neapel konservierten Serie von *Echinus microtuberculatus*, die in Etappen von 20 Minuten die Stadien von der zehnstündigen Blastula bis zum Pluteus umfaßt, eine Vergleichung der Kerngröße vorzunehmen. Die Arbeit des Herrn SCHMIDT ist inzwischen erschienen (42). Es ist demselben kein einziges normal gebildetes Exemplar vorgekommen, welches

von der seinem Stadium zukommenden Kerngröße abgewichen wäre. Es heißt in der Arbeit (p. 331): „Besonders betonen möchte ich noch, daß alle Larven des gleichen Stadiums in ihrer Kerngröße so gleichartig sind, daß die etwa vorhandenen Verschiedenheiten unter die Grenze der beim Messen und Zeichnen unvermeidlichen Fehler fallen.“

Wenn es also auch nach den Feststellungen SEELIGERS (43, 44) keinem Zweifel unterliegen kann, daß unter Umständen auch in Zuchten, die aus unfragmentierten Eiern stammen, Larven von typischer Größe mit sehr kleinen Kernen vorkommen können, so müssen dies nach meinen Erfahrungen doch so seltene Ausnahmen sein, daß sie die Sicherheit unseres Ergebnisses, wonach die Kerngröße der Larve von der Chromosomenzahl der ersten Furchungsspindel abhängig ist, nicht beeinträchtigen können. Vielmehr wird man umgekehrt aus diesem unseren Resultat schließen müssen, daß jene von SEELIGER beobachteten Larven aus Eiern mit abnorm geringer Chromatinmenge hervorgegangen sind. Hierbei wäre, was SEELIGER selbst schon in Erwägung gezogen hat, vor allem an Parthenogenese zu denken. Aber auch andere abnorme Vorgänge, z. B. Chromatinverschleppungen, wie sie für die Furchung von M. BOVERI (2) eingehend beschrieben worden sind, könnten, wenn sie während der Reifungsteilungen sich ereignen würden, zur Erklärung der SEELIGERSchen Befunde in Betracht kommen.

Bei unseren bisherigen Vergleichen ist die Forderung erfüllt worden, daß die verglichenen Larven das gleiche Entwicklungsstadium repräsentieren, das ja von der Gastrulation an mit Sicherheit bestimmt werden kann. Es wäre unzulässig, eine Gastrula mit einer Blastula zu vergleichen, da in der fraglichen Entwicklungsperiode die Kerngröße beträchtlich abnimmt (vergl. H. SCHMIDT, 42). Dagegen ist, wie H. SCHMIDT festgestellt hat, die Kerngröße von der fertigen Gastrula bis zum Pluteus nahezu konstant, was ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen kann. Die Forderung gleichen Entwicklungsstadiums braucht also vom Gastrulastadium an nicht mehr streng beobachtet zu werden, wenigstens was die Größe der Kerne anlangt; für die Kernzahl in einem bestimmten Larvenbezirk dagegen ist es unerlässlich, genau gleich weit entwickelte Larven in Parallele zu stellen.

Eine weitere Frage ist die, ob nur Exemplare von gleicher Größe oder auch ungleich große verglichen werden dürfen. Sowohl MORGAN (34) als ich (10) hatten nach unseren

Beobachtungen an jungen Keimen die Forderung aufgestellt, daß nur gleich große Objekte verglichen werden dürften, indem die Größe des Kernes von der Größe der Zelle, in die er eingeschlossen ist, abhängig sei. Diese Beobachtungen waren zwar, wie ich mich wieder überzeugt habe, korrekt; allein dieses Moment kommt für spätere Stadien, die allein bei unseren Vergleichen eine Rolle spielen, deshalb nicht in Betracht, weil — unter der Voraussetzung gleicher Kernmenge — die Zellgröße schließlich in allen Keimen, mögen sie aus großen oder kleinen Stücken hervorgegangen sein, gleich ist. Die kleinen Larven enthalten eben weniger, die größeren mehr Zellen, ein Verhältnis, auf das ich im allgemeinen Teil zurückzukommen habe.

Dem entspricht es nun, daß ich bei Vergleichung verschieden großer, aus isolierten kernhaltigen Fragmenten gezüchteter Gastrulae und Plutei untereinander und mit normalen Gastrulae und Plutei der gleichen Eltern die Kerngröße identisch oder nur in so unbedeutendem Grad verschieden fand, daß der Unterschied vernachlässigt werden darf (vergl. p. 454). Die Vergleichung verschieden großer Stücke in Bezug auf die Kerngröße ist also jedenfalls vom Stadium der fertigen Gastrula an vollkommen zulässig.

Eine letzte Frage ist die, ob nur Larven gleicher Eltern verglichen werden dürfen, oder ob die Kernverhältnisse bei einer und derselben Species so gleichartig sind, daß man auch Larven aus verschiedenen Zuchten vergleichen darf.

Soweit meine Erfahrungen reichen, ist das letztere der Fall. Ich habe die Frage speziell bei *Echinus* genauer geprüft und für alle im Winter und Frühjahr 1902 gezüchteten Gastrulae und Plutei gefunden, daß sie Kerne von nahezu gleicher mittlerer Größe besitzen. Es sei zur Illustration dieses Satzes auf Figg. 1c, 2c, 3, 4, 5, 6 (Taf. XIX) und 25b (Taf. XX) verwiesen. Figg. 1c, 3 und 4 und die linke Hälfte von Fig. 25b<sup>1)</sup> zeigen Amphikaryen aus drei verschiedenen Zuchten, Figg. 2c, 5, 6 und die rechte Hälfte von Fig. 25b enthalten Hemikaryen von vier verschiedenen Kulturen. Die Kerngrößen bei diesen verschiedenen Objekten sind so gleichmäßig wie in einer und derselben Larve.

Auf Grund dieser Feststellungen können noch zwei Versuche, die den oben gestellten strengen Anforderungen (gleiche Eltern,

---

1) Auf diese Figur komme ich im Abschnitt e) zurück.

gleiche Größe, isolierte Zucht etc.) in einer oder der anderen Hinsicht nicht genügen, zur Bestätigung unseres Satzes, daß kernlose Eifragmente Larven mit in bestimmtem Verhältnis kleineren und zahlreicheren Kernen liefern, als kernhaltige, herangezogen werden.

#### Versuch vom 4. Februar 1902.

Bei Gelegenheit eines anderen Versuches wurde ein sehr schönes kernloses Fragment von *Echinus microtuberculatus* isoliert und nach normaler Befruchtung allein aufgezogen. Zur Kontrolle wurde ein etwa gleich großes kernhaltiges Stück isoliert. Das letztere entwickelte sich nicht über das Stadium einer pathologischen Blastula mit ganz rudimentärem Urdarm hinaus, aus dem merogonischen Keim war am 6. Februar ein junger Pluteus entstanden, der am 7., nicht wesentlich weiter entwickelt, konserviert wurde.

Als Vergleichsobjekte mußten in diesem Fall die Plutei der normalen Kontrollzucht benutzt werden, was nach dem oben Gesagten zulässig ist. Das Verhältnis der Kerngröße war das zu erwartende. Weiterhin konnten aber noch die hemikaryotischen Larven anderer Zuchten zum Vergleich herangezogen werden, und hier ergab sich nun die genaueste Uebereinstimmung. Fig. 6 stellt eine Anzahl Kerne aus der Scheitelwand unserer hemikaryotischen Larve dar; dieselben sind genau so groß, wie die Hemikaryen anderer Zuchten, und ebenso stimmt die Dichtigkeit der Kerne mit der des hemikaryotischen Pluteus der Fig. 2b vollkommen überein.

#### Versuch vom 5. Dezember 1901.

Es wurden Eier von *Strongylocentrotus lividus* zum Zweck der Fragmentierung geschüttelt, das Schüttelmateriel befruchtet und als Ganzes gezüchtet. Am 7. Dezember wurde das ganze Material abgetötet; die Ganzkeime waren bereits zu „Prismen“ entwickelt, die Fragmentlarven befanden sich auf dem Stadium der fertigen Gastrula. Diese Zwerggastrulae von sehr verschiedener Größe lassen, soweit sie gesund sind, aufs schärfste zwei Typen unterscheiden, einen großkernigen und einen kleinkernigen, von denen jeder alle Larvengrößen umfaßt. Dem ersteren gehören die beiden Gastrulae der Figg. 13 und 14a (Taf. XX) an, dem letzteren die der Figg. 15 und 16a, alle vom animalen Pol gesehen. Vergleicht man zunächst die verschieden großen Larven des gleichen Typus, so erkennt man, daß sie nicht nur



in der Größe der Kerne aufs beste übereinstimmen, sondern auch in der Dichtigkeit ihrer Lagerung. Auf 4 mittleren qcm enthält Fig. 13 54 Kerne, Fig. 14a 58 Kerne, während die entsprechenden Zahlen für die beiden kleinkernigen Larven 104 und 115 sind.

Um das Verhältnis der Zellenzahl der beiden Typen zu beurteilen, können uns bei ihrer fast gleichen Größe die Larven der Figg. 14a und 16a dienen. Die erstere läßt in der gezeichneten Ektodermfläche 134, die letztere 244 Kerne zählen; die mittleren 4 qcm zeigen, wie oben erwähnt, 58, bzw. 115 Kerne. Die großkernige Gastrula enthält also ungefähr halb so viele Zellen als die kleinkernige.

Nicht so genau vergleichbar sind die Gastrulae der Figg. 13 und 15, da die letztere etwas größer ist. Immerhin vermögen auch die hier gewonnenen Zahlen das eben ausgesprochene Resultat zu bestätigen. Die gezeichnete Ektodermfläche von Fig. 13 enthält 190, die von Fig. 15 345 Kerne; die mittleren 4 qcm ergeben die Zahlen 54 und 104.

Auch die Zahl der primären Mesenchymzellen ist in den kleinkernigen Larven annähernd doppelt so groß wie in den großkernigen von gleichem Durchmesser; doch vermochte ich an den Dauerpräparaten, nachdem schon einzelne Zellen des sekundären Mesenchyms sich zu zerstreuen begonnen hatten, völlig exakte Zählungen nicht auszuführen. Ich komme auf diesen Punkt im Abschnitt p) zurück.

In Figg. 14b und 16b sind einige Ektodermkerne der Larven 14a und 16a bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet; sie stehen ungefähr im gleichen Verhältnis, wie die von Figg. 1c und 2c oder wie die von Figg. 4 und 5.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Kerne des großkernigen Zwergtypus in ihrer Größe ziemlich genau mit denen der prismatischen Ganzkeime übereinstimmen.

Die Deutung dieses Resultats kann nicht zweifelhaft sein. Das Ausgangsmaterial enthält ganze Eier, kernhaltige und kernlose Fragmente. Nachdem durch isolierte Züchtung amphikaryotischer und hemikaryotischer Keime nachgewiesen ist, daß die Kerngröße der Larven der Chromatinmenge der ersten Furchungsspindel proportional ist, läßt sich mit voller Sicherheit behaupten, daß die Gastrulae vom Typus der Figg. 13 und 14 aus kernhaltigen, die vom Typus der Figg. 15 und 16 aus kernlosen Fragmenten entstanden sind.

**b) Das Verhältnis der Kerngröße und Zellenzahl zwischen amphikaryotischen und diplokaryotischen Larven.**

Bei Versuchen, die es nötig machten, die Dotterhaut zu entfernen, was nach den Angaben von DRIESCH durch kurzes Schütteln einige Minuten nach der Besamung mit Leichtigkeit gelingt, machte ich die Beobachtung, daß das Schütteln in einem nicht unbeträchtlichen Prozentsatz von Eiern einen abnormen mitotischen Prozeß zur Folge hat. Es unterbleibt nämlich in diesen Fällen die Teilung des Spermozentrums, und man findet zur Zeit, wo in den normalen Eiern der Amphiaster ausgebildet ist, einen großen annähernd zentral gelegenen Monaster vor, dem die Chromosomen in Form einer Kugelschale angelagert sind (vergl. TH. BOVERI 15, 17, 18, M. BOVERI 2).

Die Zählung der Chromosomen in solchen „Monastereiern“ ergab, wie nicht anders zu erwarten, die gleiche Durchschnittszahl wie in einer normalen ersten Furchungsspindel, nämlich 34—36. Ganz ebenso wie im normalen Verlauf zerfallen diese Elemente in je 2 Tochterelemente. Während aber das normale Ei sich nunmehr teilt und die Tochterelemente zur Hälfte in die eine, zur Hälfte in die andere Tochterzelle übergehen, um hier ruhende Kerne zu bilden, kehrt das Monaster-Ei in der Regel ungeteilt in den Ruhezustand zurück; alle 72 Tochterelemente werden in einem ruhenden Kern von beträchtlicher Größe, einem Diplo-karyon, vereint.

In der Mehrzahl der Fälle tritt in der nächsten Teilungsperiode ein Amphiaster<sup>1)</sup> auf, und das „Monaster-Ei“ sieht jetzt aus wie ein normales Ei mit der ersten Furchungsspindel. Tötet man es nun aber auf diesem Stadium ab, so enthält die Teilungsfigur, wie vorausszusehen, ca. 72 Mutterelemente, also die doppelte Normalzahl.

Wir haben somit hier, verglichen mit einem normalen Keim, den gleichen Gegensatz, wie wenn wir zwei gleich große, monosperm befruchtete Eifragmente, das eine mit, das andere ohne Eikern, sich nebeneinander entwickeln lassen, nur mit dem Unterschied, daß es sich in unserem jetzigen Falle in den beiden Vergleichsobjekten um doppelt so große Chromatinmengen handelt wie dort.

---

1) Nicht ganz selten entstehen zu dieser Zeit in unseren Eiern drei- oder vierpolige Figuren.

Was nun die Entwicklung der Monaster-Eier anlangt,~ so sei zunächst über ihre Furchung kurz bemerkt, daß sie nach meinen Erfahrungen stets vom normalen Furchungstypus, aber in verschiedener Weise, abweicht. Der klarste Fall, den ich gesehen habe, ist der, daß sich das Ei genau wie eine isolierte  $\frac{1}{4}$ -Blastomere furcht. Es zerfällt zuerst durch eine ungefähr äquatoriale Furche in 2 annähernd gleich große Blastomeren, von diesen gibt dann die vegetative eine Mikromere ab, während sich die animale durch eine meridionale Teilungsebene in 2 gleich große Zellen zerlegt. Die Mikromere liefert dann noch eine kleinste Mikromere.

Andere Monaster-Eier zeigen eine Art Halfurchung mit 2 Mikromeren, wieder andere machen die zwei ersten Teilungsschritte in typischer Weise durch und bilden dann sofort sog. vorzeitige Mikromeren.

Diese Tatsachen lehren, wie nebenbei bemerkt sein mag, daß die typische Aufeinanderfolge von Spindelstellungen und damit von Teilungsebenen nicht in einer dauernden festen Eistruktur begründet ist, sondern daß die Konstitution des Eies während der Entwicklung und infolge Einleitung der Entwicklungsprozesse bestimmt gerichtete Veränderungen erfährt, welche der Reihe nach verschiedene gegenseitige Lagerung der Teilungszentren bewirken. Es gibt bei dieser Umwandlung der Eistruktur eine Periode, während deren die Spindeln in der äquatorialen Ebene (karyokinetischen Ebene) des Eies liegen, dann eine solche, wo sie zu dieser senkrecht stehen u. s. w. Wird, wie es im Monaster-Ei der Fall ist, die Entwicklung, d. h. der Ablauf der karyokinetischen Vorgänge eingeleitet, ohne daß es zunächst zu einer Vermehrung des einfachen Zentrums und damit zur Kern- und Zellteilung kommt, so wird die erste Periode der horizontalen Spindelstellungen zum Teil oder ganz übersprungen und das Ei ist, wenn es nun die Teilung beginnt, so verändert, daß es der normalen  $\frac{1}{2}$ - oder  $\frac{1}{4}$ -Blastomere entspricht und sich wie diese furcht.

Wie nun aus der isolierten  $\frac{1}{2}$ - und  $\frac{1}{4}$ -Blastomere und auch bei künstlich abgeänderter Furchung des ganzen Eies, nach den Feststellungen von DRIESCH, eine normale Larve resultieren kann, so ist dies auch bei den Monaster-Eiern der Fall. Allerdings habe ich aus solchen Eiern niemals einen völlig gesunden Pluteus entstehen sehen. Die meisten „Monasterlarven“ können auf diesen Namen überhaupt keinen Anspruch machen. Bei ihnen liegt der Darm der Vorderwand angelagert, von trübem „Mesenchym“ dicht eingehüllt, ist nur zweigliederig und ohne Mund. Das Skelett ist

sehr rudimentär, die Scheitelpartie ballonartig aufgetrieben und im Gegensatz zu dem trüben anderen Bereich ganz durchsichtig. Die besten Larven, die ich erhalten habe, sistierten die Entwicklung in der Form des Jungpluteus, sie besaßen den typischen dreigliederigen Darm mit Mundanlage und auch das typische Skelett. Es ist nicht uninteressant, daß sonach die Aussichten auf normale Entwicklung bei abnorm geringer Chromatinmenge (Hemikaryose) wesentlich günstigere sind als bei abnorm großer.

Leider traten gerade bei den Zuchten, welche ich zum Zweck der Kernvergleichung angesetzt hatte, solche wohlentwickelte Larven nicht auf; auf dem Gastrulastadium waren viele noch normal, beim Uebergang zum Pluteus wurden sie mehr oder weniger pathologisch. Unter diesen Umständen mußte ich mich bei der Vergleichung mit den Normallarven, wenigstens hinsichtlich des Verhältnisses der Zellenzahl, auf das Gastrulastadium beschränken. Erst nachträglich habe ich mir klar gemacht, daß die zu gleicher Zeit abgetöteten Gastrulae des normalen und abnormen Typus einander nicht genau gleichwertig sind. Nicht nur, daß die Monasterlarve hinter der aus der gleichen Zucht stammenden Normallarve um den ersten Teilungsschritt zurücksteht, gehen überdies die ersten Teilungen bei den Monasterlarven ziemlich trög von statten. Die Monastergastrulae sind also gegenüber den normalen in ihrer Entwicklung etwas zurück. Immerhin kann der Fehler, der dadurch bei unserer Vergleichung entsteht, nicht so groß sein, um das Resultat wesentlich zu beeinträchtigen.

#### Versuch vom 1. April 1902.

Eier von *Strongylocentrotus* wurden kurz nach der Befruchtung geschüttelt, bis bei den meisten die Dotterhaut entfernt war. Auf dem Stadium der ersten Spindel zeigte sich neben den typischen Eiern mit 2 Sphären eine beträchtliche Zahl mit einer großen zentralen Sphäre (Monaster). Zur Zeit, wo an den ersteren die Zweiteilung eingetreten war, wurden eine Anzahl dieser Monaster-Eier und zum Vergleich ungefähr ebenso viele zweigeteilte isoliert. Nach 24 Stunden war die Gastrulation erfolgt, und es wurden aus beiden Zuchten einige Objekte konserviert.

Figg. 18a und 19a (Taf. XX) stellen 2 solche Gastrulae in der Ansicht vom animalen Pol dar, die erste aus einem normal zweigeteilten, die letztere aus einem Monaster-Ei stammend. Daß die erstere etwas weiter entwickelt ist, geht aus ihrer klar bilateralen

Gestalt und der fast vollendeten Ordnung der primären Mesenchymzellen hervor. So mag auch die viel größere Wandstärke der Monasterlarve zum Teil durch die Verschiedenheit des Stadiums bedingt sein.

Völlig vergleichbar nach Zahl und Größe sind jedenfalls die Zellen des primären Mesenchyms, da diese in der fraglichen Periode keine Teilungen erfahren. Die amphikaryotische Larve enthält 43, die diplokaryotische 23 Mesenchymzellen, also annähernd die Hälfte. Dafür sind nun die letzteren sehr beträchtlich größer, ihr Volumen beträgt schätzungsweise das Doppelte<sup>1)</sup>.

Figg. 18b und 19b zeigen die beiden Larven in gleicher Ansicht als gefärbte Balsampräparate, Figg. 18c und 19c einige ihrer Ektodermkerne stärker vergrößert. Die Zeichnung der amphikaryotischen Larve (Fig. 18b) läßt 378, die der diplokaryotischen 181 Ektodermkerne zählen. Es wurden dann in beiden Zeichnungen die Kerne einer mittleren Region von 4 qcm gezählt; diese Zählung ergab für Fig. 18b 71, für Fig. 19b 31 Kerne. Die Zellenzahl der diplokaryotischen Larve bleibt also im Ektoderm etwas unter der Hälfte, wogegen sie im primären Mesenchym über der Hälfte steht. Dies dürfte wieder darauf hinweisen, daß die Wände der Monasterlarve in ihrer Zellenzahl ein relativ jüngeres Stadium repräsentieren. Da jedoch die Zahl der Teilungen in dieser Entwicklungsperiode, wie die Abbildungen der beiden Larven und die Feststellungen von H. SCHMIDT (42) lehren, keine beträchtliche ist, so würde man für eine Monasterlarve von genau dem Stadium der in Fig. 18 abgebildeten Normallarve

---

1) Alle Monastergastrulae dieses Versuches zeigten ähnliche um 20 schwankende Zahlen. Dagegen habe ich bei zwei früheren Zuchten mehrfach eine viel geringere Zahl gefunden, nämlich zwischen 9 und 13, dafür von ganz besonderer Größe. Das ist also nur ungefähr  $\frac{1}{4}$  der Normalzahl. Wie diese Befunde zu erklären sein möchten, vermag ich, da ich bei den betreffenden Objekten weder ihre Furchung verfolgt, noch ihre Kerngröße untersucht habe, nicht anzugeben. Als Vermutung sei folgendes geäußert. Da bei manchen Monaster-Eiern eine sehr lange Zeit vergeht, ehe der Amphiaster auftritt, erscheint es möglich, daß während des Monasterzustandes zwei mitotische Prozesse ablaufen, wodurch die Chromosomenzahl sich auf das Vierfache der Normalzahl erhöhen würde. Eine solche Vermehrung der Chromatinmenge würde aber nach den sonstigen Feststellungen eine Verminderung der Zellenzahl auf etwa  $\frac{1}{4}$  bedingen müssen.

zwar etwas mehr und vielleicht etwas kleinere Kerne zu erwarten haben, ohne daß jedoch der Unterschied ein sehr erheblicher sein kann.

In Fig. 20 sind einige Kerne aus der Oralwand eines normalen Pluteus der gleichen Zucht wiedergegeben, in Fig. 21 bei gleicher Vergrößerung eine Anzahl entsprechender Kerne der besten in dem gleichen Versuch entstandenen Monasterlarve, die sich nicht über das Stadium eines krankhaften jugendlichen Pluteus hinaus entwickelt hatte. Der Gegensatz der Kerngröße ist ähnlich, wenn auch etwas geringer, wie zwischen den beiden Gastrulae. Eine weitere Vergleichung ist bei der abnormen Beschaffenheit der diplokaryotischen Larve ausgeschlossen.

**c) Ueber die Kernverhältnisse thelykaryotischer (künstlich-parthenogenetischer) Larven.**

Ogleich mir parthenogenetische Seeigel-Larven nicht zur Verfügung stehen, dürften doch ein paar Worte über ihr Verhalten hinsichtlich unserer Frage hier am Platze sein. Das künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung gebrachte reife Seeigel-Ei bildet in Bezug auf das Chromatin das Gegenstück zum monosperm befruchteten kernlosen Eifragment. Wie bei diesem nur der Spermakern, ist dort nur der Eikern vorhanden. Da die Zahl seiner Chromosomen der des Spermakerns gleich ist, läßt sich nach den oben mitgeteilten Erfahrungen mit Bestimmtheit voraussagen, daß der parthenogenetische oder, wie wir ihn nennen können: thelykaryotische Pluteus Kerne von der Größe des arrhenokaryotischen und ungefähr doppelt so viele Zellen besitzen muß wie der aus einem normalen befruchteten Ei entstandene. Allerdings wird dieser Satz nur dann zutreffen, wenn im Ei bei Beginn seiner parthenogenetischen Entwicklung die Chromosomen des Eikerns direkt in eine zweipolige karyokinetische Figur eingetreten sind. Ob dies für alle parthenogenetischen Plutei zutrifft, ist jedoch fraglich. E. B. WILSON (51) hat Fälle beschrieben, wo im Ei zunächst ein Monaster auftritt, während dessen Entfaltung die Chromosomen sich spalten, um dann alle wieder, also in verdoppelter Zahl, in einem Kern vereinigt zu werden. Dieser Vorgang kann sich nach WILSON sogar mehrmals wiederholen. Nachdem die befruchteten „Monaster-Eier“, wie im vorigen Abschnitt dargelegt, schließlich eine dizentrische Figur zur Ausbildung bringen können und

damit fähig sind, Plutei, wenn auch nicht von völlig normaler Beschaffenheit, aus sich hervorgehen zu lassen, ist jedenfalls die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß auch das parthenogenetische Monaster-Ei unter Umständen einen Pluteus liefern kann. Hat es während seines Monasterzustandes nur einen karyokinetischen Prozeß durchgemacht, so beginnt es dann seine Furchung mit der Chromatinmenge des befruchteten Eies: es ist „diplothelykaryotisch“, und die Larve wird in Kerngröße und Zellenzahl mit der amphikaryotischen Normallarve übereinstimmen. Hat das parthenogenetische Ei vor Ausbildung der dizentrischen Figur zwei Monasteryklen durchgemacht, so besitzt es die Chromatinmenge der oben beschriebenen befruchteten Monaster-Eier und wird sich weiter wie diese verhalten.

Aus diesen Erwägungen folgt, daß bei den parthenogenetischen Larven eine große Variabilität in den Kernverhältnissen nicht überraschend wäre. Da es einstweilen, wenigstens an den europäischen Arten, sehr wenig aussichtsreich sein dürfte, isolierte Züchtung parthenogenetischer Plutei zu unternehmen, für welche die Zustände, die das Ei durchgemacht hat, registriert worden sind, werden somit die Kernverhältnisse parthenogenetischer Plutei nur mit großer Vorsicht für unsere Frage verwertbar sein.

Es sei hier der Wunsch geäußert, daß Forscher, welche sich mit künstlicher Parthenogenese der Echiniden beschäftigen oder bereits parthenogenetische Plutei besitzen, die Kernzustände solcher Objekte einer Prüfung unterwerfen mögen.

Bei den bisher besprochenen Fällen ungleichen Chromatinbestandes hatten wir es stets mit zwei verschiedenen Keimen zu tun. Es gibt aber auch Möglichkeiten, in den ersten Furchungszellen eines einzelnen Keimes verschiedene Chromosomenzahlen zu erzielen, so daß, falls derartige Keime zur Entwicklung fähig sind, Larvenbereiche mit verschiedener Kerngröße und Zellenzahl zu erwarten sind. So wenig auch schon nach unseren bisherigen Feststellungen an der festen Beziehung zwischen der Chromosomenzahl und der Größe und Zahl der Larvenkerne gezweifelt werden kann, so ist es doch klar, daß Fälle, in denen eine und dieselbe Larve in sich die gleiche Differenz aufweist, noch demonstrativer sind. Denn der bei der Vergleichung zweier Keime immerhin denkbare Einwand, daß die äußeren oder inneren Bedingungen nicht völlig gleich gewesen sein könnten, ist bei der Entwicklung eines einzelnen Eies ausgeschlossen.

## d) Die Kernverhältnisse einer partiell-thelykaryotischen Larve.

Als ich im Jahre 1888 (5) Echinus-Eier, die 24 Stunden in nicht erneutem Seewasser gelegen waren, mit Sperma besamte, das so lange mit 0,05-proz. Kalilauge behandelt worden war, bis nur noch ein kleiner Teil der Spermien Bewegung zeigte, trat in vielen Eiern die Erscheinung ein, daß der Spermakern zunächst nicht an der Entwicklung teilnahm, das Spermiozentrum dagegen sich dem Eikern anlegte, worauf nach erfolgter Sphärenverdoppelung die Elemente des Eikerns allein in die erste Furchungsspindel eintraten. Nur diese mütterlichen Chromosomen wurden in typischer Weise halbiert und ihre Tochterelemente auf die beiden Blastomeren verteilt, der Spermakern gelangte ungeteilt in die eine Blastomere, um im einfachsten Fall nun mit deren Kern zu verschmelzen. Alle Zellen, die von dieser Blastomere abstammen, enthalten sonach väterliche und mütterliche, die Abkömmlinge der anderen nur mütterliche Chromosomen. Dieser Teil des Keimes verhält sich also hinsichtlich seiner Kerne wie ein parthenogenetischer, so daß die Frage über die Kernverhältnisse künstlich-parthenogenetischer Larven schon auf diesem Wege lösbar erscheint.

Ich habe diese Abnormität damals unter dem Titel: „Partielle Befruchtung“ beschrieben, um die Uebereinstimmung mit Vorgängen anzudeuten, die WEISMANN und ISHIKAWA kurz vorher unter dieser Bezeichnung für das Daphniden-Ei mitgeteilt hatten und die freilich dann durch die beiden Forscher selbst als etwas völlig anderes aufgeklärt wurden. Schon damals habe ich jedoch die Bezeichnung „partielle Befruchtung“ für ungeeignet erklärt. Denn unter Befruchtung hatte man stets und allgemein die von dem Spermaelement auf das Ei ausgeübte Anregung zur Entwicklung verstanden, welche in unserem Falle vermittelt des Spermiozentrums ebenso total ausgeübt wird wie sonst<sup>1)</sup>. Auch jetzt halte ich diesen Standpunkt nicht nur für den historisch richtigen, sondern auch für den allein zweckmäßigen, wie ich an einer anderen Stelle ausführlicher zu begründen gedenke. Nach unserer hier befolgten Terminologie erhält die Abnormität den Namen „partielle Thelykaryose“.

Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung angegeben habe, gelang es mir später nicht oder nur ausnahmsweise, durch die

1) Vgl. auch TEICHMANN (48).



angegebene Behandlung die Abnormität wieder hervorzurufen, und es muß also bei dem ersten Versuch noch ein Faktor mitgewirkt haben, der mir nicht bekannt ist. Bei dieser Unkenntnis blieb zunächst nichts übrig, als wieder möglichst genau das gleiche Verfahren anzuwenden.

Einen Versuch dieser Art habe ich am 24. Januar 1902 an *Strongylocentrotus* angestellt. Dabei gelang es mir, unter einer großen Zahl von Eiern, die ich von der Besamung an in Deckglaspräparaten untersuchte, ein einziges Ei zu finden, welches das Gewünschte darbot, und zwar in jener einfachsten Art, daß bereits im Zweizellenstadium die Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikernderivat dieser Zelle eintrat, also die Hälfte des Keimes amphikaryotisch, die andere thelykaryotisch war. Es gelang, das Objekt aus dem Deckglaspräparat in ein Zuchtgefäß zu übertragen; am nächsten Tage bewegte sich in dem Wasser eine sehr lebhaft, anscheinend ganz normale Blastula mit primärem Mesenchym herum, am 26. Januar war die Gastrulation erfolgt, doch sah die Larve schon nicht ganz normal aus. Am 27., wo sie immer noch lebhaft beweglich war, machte sie den Eindruck eines infolge mangelnden Skelettes rudimentären Pluteus und wurde, da nach dieser Beschaffenheit auf weitere Entwicklung nicht zu rechnen war, abgetötet. Nun aber zeigte sich (Fig. 22a), daß die Larve gar nicht wesentlich über das Gastrulastadium hinausgekommen und daß die scheinbare Scheitelaufreibung durch eine hochgradige bilaterale Asymmetrie vorgetäuscht war. Bei dem etwas krankhaften Aussehen der Larve ist kaum anzunehmen, daß sie sich noch wesentlich weiter entwickelt hätte. Ob dieser frühzeitige Stillstand durch die abnorme Kernverteilung bedingt war, muß fraglich bleiben, ist mir jedoch nicht wahrscheinlich. Ich habe aus dispermen Eiern Plutei entstehen sehen mit sicher ebenso hochgradig abnormer Chromatinverteilung wie bei unserer Larve. Auf der anderen Seite habe ich mich oft davon überzeugt, daß Keime, die sich unter einem Deckglas befanden, das Isolieren selten ohne Schädigung überstehen. Und so möchte ich auch für unser Objekt glauben, daß diese Schädigung es war, die den infolge seiner Abnormität schon wesentlich empfindlicheren Keim zu so frühem Stillstand brachte.

Wie dem aber auch sein mag, wichtig für unsere gegenwärtigen Betrachtungen ist uns nur der Zustand der Kerne. Wie vorausszusehen, besteht die Larve aus einem großkernigen und einem kleinkernigen Bereich, die sich aufs klarste voneinander

absetzen, so daß man für jede an der Grenze gelegene Zelle mit Sicherheit sagen kann, ob sie der einen oder der anderen Gruppe angehört (Fig. 22b—d). Da nach meinen früheren Feststellungen am *Strongylocentrotus*-Ei der Ort der Mesenchymbildung und Gastrulaeinstülpung an einen bestimmten Pol des Eies geknüpft ist und die erste Furche diesen Pol halbiert, war zu erwarten, daß sowohl das Ektoderm wie der Darm zur Hälfte großkernig, zur Hälfte kleinkernig ist, sowie daß die Grenze beider Bereiche einerseits durch das Akron (die Wimperschopfplatte), andererseits durch den Urmund geht. Der optische Durchschnitt (Fig. 22b) und die Ansicht der Urmundumgebung (Fig. 22c) zeigen, daß dies in der Tat der Fall ist. Das erstere Bild lehrt weiter, daß die schon im Leben als wenig ausgedehnt und dickwandig erkannte Larvenhälfte aus den kleinkernigen Zellen besteht. Vergleicht man den Durchschnitt mit dem Bild der Fig. 22a, so ergibt sich aus der Lage der beiden sehr ungleich entwickelten Skelett-Dreistrahler, daß die — infolge der Asymmetrie nicht genau konstruierbare — Medianebene annähernd mit der Grenze der beiden verschiedenkernigen Bereiche zusammenfällt<sup>1)</sup>, ein Hinweis dafür, daß die erste Furchungsebene beim nicht deformierten Seeigel-Ei zur Medianebene wird, wie ich dies bereits aus anderen Versuchen abgeleitet habe (15).

Dem entspricht es nun auch, daß das primäre Mesenchym in der rechten Larvenhälfte kleinkernig, in der linken großkernig ist, und auch am sekundären Mesenchym läßt sich erkennen, daß es aus beiden Quellen stammt (Fig. 22b).

In der thelykaryotischen Hälfte wurden nur ruhende Kerne gefunden, in der amphikaryotischen eine einzige Teilungsfigur. Paarweise zusammenliegende Kerne von sehr geringer Größe machen es wahrscheinlich, daß in dieser Hälfte vor nicht langer Zeit noch mehrere Teilungen stattgefunden hatten.

Das Verhältnis der Kerngrößen (Fig. 22d) ist annähernd das gleiche wie zwischen einer arrhenokaryotischen und einer amphikaryotischen Larve. Dies spricht, in Uebereinstimmung mit meiner früheren Untersuchung der ersten Stadien, dafür, daß die Chromosomen des Spermakerns vor dessen Vereinigung mit dem Kern der einen Blastomere keine Verdoppelung erfahren haben, daß also das Verhältnis der Chromosomenzahl 2 : 1, nicht 3 : 1 ist.

Eine zahlenmäßige Vergleichung der Dichtigkeit der Ektoderm-

1) Der kleinkernige Bereich bildet die rechte Larvenhälfte.

kerne ist bei der verschieden starken Aufblähung der Körperwand nicht durchführbar; es sei deshalb nur erwähnt, daß die Kerne in dem kleinkernigen Bereich viel dichter liegen. In der Darmwand dagegen ist eine genauere Vergleichung möglich. Man zählt in dem optischen Schnitt der Fig. 22b auf der einen Seite 16, auf der anderen 28 Kerne; also ergibt sich hier wieder annähernd das Verhältnis 1 : 2.

e) Die Kernverhältnisse dispermer und im Besonderen partiell-arrhenokaryotischer Larven.

Ein sehr einfaches Mittel, um Keime zu erhalten, deren erste Blastomeren eine verschiedene Zahl von Chromosomen enthalten, ist die Doppelbefruchtung. In dispermen Eiern werden die vorhandenen Chromosomen in ganz zufälliger und sonach sehr variabler Weise zwischen die 4 Sphären eingeordnet, und es muß daher auch der Chromatinbestand der 4 Zellen, in die sich das Ei teilt, variabel sein. In der Tat zeigen, wie ich bereits mitgeteilt habe (15, 18), Larven aus dispermen Eiern nicht selten in ausgeprägtester Weise ein Mosaik groß- und kleinkerniger Bereiche, wie dies in Fig. 23 an einem Stück der Wimperschnur eines dispermen Pluteus zu sehen ist<sup>1)</sup>. Solche Bereiche mit spezifischer Kerngröße lassen sich nach ihrer Proportion zum ganzen Keim und vor allem nach der Art, wie sie am Ektoderm und an der Darmwand partizipieren, mit einer an Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit auf eine der simultan entstandenen ersten Blastomeren zurückführen und fügen sich also aufs beste unseren bisherigen Erfahrungen an.

Wo es uns jedoch auf genau feststellbare Zahlenverhältnisse ankommt, sind derartige Fälle nicht brauchbar. Denn wir sind im allgemeinen nicht in der Lage, es dem lebenden dispermen Keim anzusehen, in welcher Weise seine Chromosomen verteilt werden.

Es gibt nur einige Spezialfälle der Dispermie, wo dies möglich ist, darunter vor allem den, daß von den beiden Spermakernen nur der eine mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt. In diesem Falle entstehen statt des einheitlichen Tetrasters zwei getrennte Amphiaster, und ob das eine oder das andere vorliegt, das läßt sich, auch ohne daß man alle Stadien

---

1) Auf derartige Objekte und ihre Bedeutung werde ich an anderer Stelle näher eingehen.

mit starker Vergrößerung verfolgt hat, zur Zeit der Aequatorialplatte, wenigstens bei paralleler Spindelstellung, mit voller Sicherheit daran erkennen, daß im Falle des Tetrasters die vier Pole genau äquidistant sind, wogegen im Falle der Doppelspindel die beiden nicht verbundenen Pole erheblich weiter voneinander abstehen als die verbundenen. Wie groß der Unterschied ist, lehren Figg. A und B, Kopien nach M. BOVERI (2), wo diese Verhältnisse ausführlich dargelegt sind.

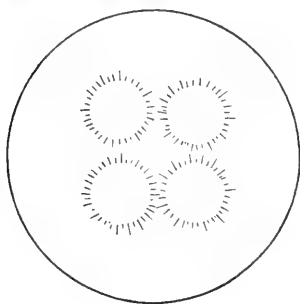


Fig. A.

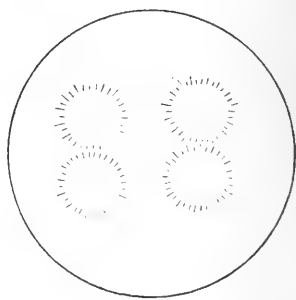


Fig. B.

In dem uns beschäftigenden Falle ist es klar, daß die eine Spindel doppelt so viele Chromosomen enthält wie die andere. Teilt sich ein solches Ei simultan in 4 Blastomeren, so entstehen zwei mit der normalen Chromosomenzahl, zwei mit der halben Normalzahl, und also im weiteren Verlauf genau die gleichen Verhältnisse, wie sie der im vorigen Abschnitt besprochene partiell-thelykaryotische Keim dargeboten hat, nur mit dem Unterschied, daß dort die hemikaryotische Hälfte ausschließlich mütterliche, hier ausschließlich väterliche Chromosomen enthält. Die in Rede stehende Art dispermer Entwicklung ist sonach als „partielle Arrhenokaryose“ zu bezeichnen.

Leider ist nun dieser Typus der Dispermie, der auch in anderer Hinsicht ein sehr großes theoretisches Interesse darbietet, mit dem Nachteil behaftet, daß sich ein derartiges Ei nur höchst selten in 4 Zellen durchschnürt.

Schon vor längerer Zeit (11) habe ich Erfahrungen mitgeteilt, wonach sich im Seeigel-Ei eine dauernde Protoplasmadurchschnürung nur zwischen solchen Polen vollzieht, welche Chromosomen zwischen sich haben. Dieser Satz hat sich zwar in dieser allgemeinen Fassung als unhaltbar erwiesen. H. E. ZIEGLER (54) hat zwischen den Sphären einer gänzlich kernlosen Blastomere

richtige Zerklüftungen beobachtet, E. B. WILSON (52) hat nachgewiesen, daß nach Unterdrückung von Furchen auch zwischen Polen, die nicht durch Chromatin verbunden sind, Zellteilung eintreten kann, und diese Beobachtungen sind kurz darauf durch TEICHMANN (49) bestätigt worden. TEICHMANN hat auch, was uns hier besonders interessiert, ein dispermes Ei mit Doppelspindel beschrieben, bei dem simultane Vierteilung eintrat, und ich selbst kann mitteilen, daß ich aus einem dispermen Ei, das sich viergeteilt hatte und das ich erst in diesem Stadium zu Gesicht bekam, eine Larve gezüchtet habe, deren Kernverhältnisse und morphologische Ausbildung kaum einen Zweifel darüber lassen; daß sie aus einem Ei mit einer normalen Furchungsspindel und einer selbständigen Spermaspindel hervorgegangen ist.

Allein aus allen Eiern mit Doppelspindel, die ich als solche isolierte, von denen ich also die Chromatinanordnung kannte, hat sich kein einziges simultan in 4 Zellen geteilt, so daß ich also einen völlig reinen Fall dieser Art nicht besitze. Die meisten zerfielen zunächst in 2 Zellen mit je einem größeren und einem kleineren Kern, entsprechend deren verschiedenem Chromatingehalt.

Welche Schicksale diese Zellen und ihre Kerne weiter erleiden, das habe ich an mehreren unter dem Deckglas gehaltenen Objekten verfolgt. Während sich bei der Mehrzahl die beiden Teilungsfiguren früher oder später zu einer vierpoligen Figur kombinierten, womit dann jede weitere Aussage über die Chromatinverteilung unmöglich wird, kamen doch einzelne vor, bei denen sich die 2 getrennten Spindeln von einer Zellgeneration zur nächsten, ohne ineinander zu greifen, forterbten, bis schließlich auch zwischen ihnen eine Protoplasmadurchschnürung eintrat, womit großkernige und kleinkernige Bereiche rein voneinander geschieden waren. Hier bestehen also dann, von der Herkunft und Verteilung abgesehen, die gleichen Kernverhältnisse, wie bei dem im vorigen Abschnitt beschriebenen partiell-hemikaryotischen Keim.

Leider ist es mir nicht gelungen, ein solches Objekt, an dem ich die erste Entwicklung unter dem Deckglas verfolgt hatte, weiter zu züchten. Nachdem es aber sicher ist, daß disperme Doppelspindel-Eier nach erfolgter Zweiteilung sich in der letztbeschriebenen Weise weiterentwickeln können, wird es nicht zu kühn sein, für ein nur bis zur Zweiteilung verfolgtes und dann isoliert gezüchtetes Ei dieser Art, das, auf dem Gastrulastadium

abgetötet, genau die zu erwartenden Kernverhältnisse darbot, eine gleiche Entwicklungsweise anzunehmen.

Ein Stück dieser Gastrula von der Umgebung des Urmundes ist in Fig. 24 abgebildet. Sie stammt aus einem dispermen Ei von *Strongylocentrotus*, das am 1. April 1902 im Stadium der Doppelspindel isoliert worden war und sich dann in 2 zweikernige Zellen durchgeschnürt hatte, die sich zunächst in gleicher Weise weiterteilten. Am 2. war daraus eine schöne, etwas verzogene Blastula entstanden, die zu gastrulieren begann, am 3. eine fertige, abnorm aussehende Gastrula, die nun konserviert wurde. Die Kernverhältnisse sind aus der Figur so klar zu ersehen, daß eine weitere Erläuterung überflüssig ist. Die Uebereinstimmung mit der entsprechenden Ansicht der partiell-thelykaryotischen Larve (Fig. 22c) ist frappant.

Ein ähnliches, in seiner Bildungsweise wesentlich genauer bekanntes Objekt ist in Fig. 25 abgebildet. Es stammt aus einem dispermen Ei von *Echinus*, das am 22. März 1902 im Stadium der Doppelspindel isoliert worden war. Dieses Ei machte zuerst

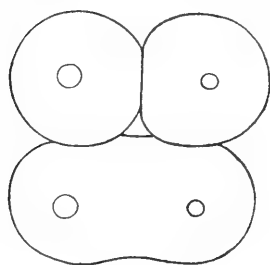


Fig. C.

den Eindruck, als habe es sich vierteteilt; als aber die volle Zellenruhe eingetreten war, hatte sich die eine Trennungsebene wieder rückgebildet, und es waren, wie Fig. C lehrt, 3 Zellen entstanden, 2 von etwa  $\frac{1}{4}$  Eigröße, von denen die eine einen größeren, die andere einen kleineren Kern erkennen ließ, und eine Zelle von halber Eigröße mit 2 Kernen, die genau jenen beiden in ihrer Größe entsprachen. Mit diesem Zustand sind für die eine Hälfte des Keimes die Kernverhältnisse definitiv festgelegt, wogegen sie für die andere noch unentschieden sind. Denn die zweikernige Zelle kann sich unter Entwicklung zweier getrennter Spindeln direkt vierteilen oder längere oder kürzere Zeit zweikernige Nachkommen aus sich hervorgehen lassen, die sich schließlich ohne Kombination der beiden Kerne vierteilen, womit auch für diese Hälfte des Keimes eine gleiche Anzahl von Zellen mit normaler und von solchen mit halber Chromosomenzahl hergestellt wäre. Oder aber, es kann sich hier früher oder später eine vierpolige Figur entwickeln, in der die Chromosomenverteilung unberechenbar ist.

Ich war nun auch bei diesem Keim nicht im Stande, das Schicksal der zweikernigen Zelle bis zu dem entscheidenden Punkt zu verfolgen. Doch ist daraus, daß sich in der primären Leibeshöhle eine Anzahl größerer und kleinerer pathologischer Zellen befinden, von denen einige in Fig. 25a gezeichnet sind, mit Sicherheit zu schließen, daß es wenigstens in einzelnen Abkömmlingen der zweikernigen Zelle zu abnormen karyokinetischen Vorgängen gekommen sein muß. Im Uebrigen hatte sich dieser Keim relativ gut entwickelt; er hatte am 24. März Abends das Stadium eines jungen Pluteus von ziemlich symmetrischer Form und mit wohl ausgebildetem Skelett erreicht und hätte sich, aller Voraussicht nach, noch sehr gut weiterentwickelt. Da er jedoch eines meiner wertvollsten Objekte war, wollte ich es nach manchen schlimmen Erfahrungen nicht riskieren, ihn noch eine Nacht ohne Aufsicht weiter leben zu lassen, und tötete ihn deshalb am Abend des 24. März ab. Fig. 25a zeigt das Ektoderm in der Ansicht vom Scheitel; außerdem ist der dreigliederige Darm im optischen Längsschnitt eingezeichnet<sup>1)</sup>. Man erkennt sofort den Gegensatz eines rechten kleinkernigen und eines linken großkernigen Bereiches, deren Grenze hinten in die Medianebene fällt, wogegen sie vorn nach rechts abbiegt, so daß also der großkernige Bezirk hier auf die rechte Seite übergreift. In welchem Verhältnis die beiden Bereiche am Aufbau des Ektoderms beteiligt sind, läßt sich nur annäherungsweise schätzen; der kleinkernige Teil nimmt jedenfalls mehr als ein Viertel ein, aber weniger als ein Drittel. Auch am Darm ist ein entsprechender Bezirk kleinkernig. Beide gehen am Urmund ineinander über. In dem großkernigen Bezirk scheinen nochmals zwei Bereiche von etwas verschiedener Kerngröße vorhanden zu sein. Doch ist eine weitere Diskussion dieser Verhältnisse bedeutungslos, weil eine völlige Aufklärung nach dem Gesagten doch nicht möglich ist. Wir müssen uns damit begnügen, in der zu postulierenden Weise einen kleinkernigen und einen großkernigen Bereich gefunden zu haben, wie sie aus den beiden bei der ersten Teilung des Eies entstandenen einkernigen Blastomeren hervorgehen müssen. In Fig. 25b sind einige an der Grenze gelegene Kerne beider Bezirke bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Vergleicht man diese mit den Kernen, welche in Fig. 3—6 von amphikaryotischen und hemikaryotischen Echinus-

---

1) Auch diese Larve wird in der speziellen Arbeit über disperme Seeigel-Eier eingehender beschrieben werden.

larven gezeichnet sind, so begegnet uns nicht nur genau das gleiche Größenverhältnis, sondern auch die gleiche absolute Kerngröße. Auch dies ist ja zu erwarten, da die großen Kerne unseres Pluteus von einem normalen ersten Furchungskern, die kleinen von einem Spermakern abstammen.

Bei der fast symmetrischen Bildung unserer Larve läßt sich außer der Größe der Kerne auch die Dichtigkeit ihrer Lagerung vergleichen. Es wurden auf 4 qcm identischer Bereiche im großkernigen Teil 32, im kleinkernigen 59 Kerne gezählt, also besteht auch hier wieder ungefähr das Verhältnis 1 : 2.

Endlich sei hier noch ein drittes Objekt dieser Art angeführt, für welches, bei wieder etwas anderem Furchungsverlauf, gleichfalls für einen Teil der Furchungszellen der Kernbestand genau

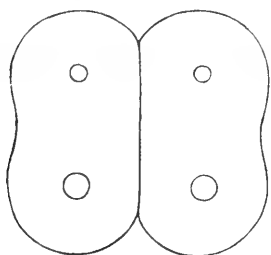


Fig. D.

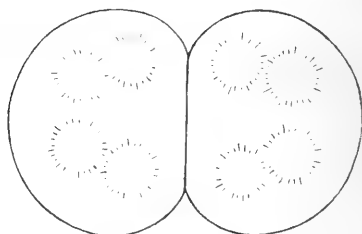


Fig. E.

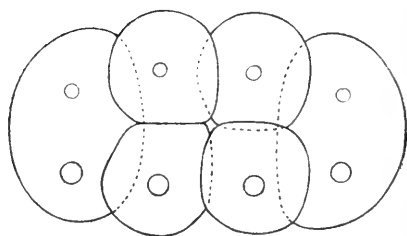


Fig. F.

feststellbar war. Das disperme Ei, von Echinus stammend (Versuch vom 19. März 1902), im Zustande der Doppelspindel isoliert, hatte sich zunächst in 2 Zellen durchgeschnürt, in deren jeder der für unsere Konstellation charakteristische große und kleine Kern zu be-

obachten war (Fig. D). In jeder Blastomere entstanden dann wieder 2 getrennte Spindeln, aber nun mit dem Effekt, daß beide Zellen in je 3 Tochterzellen zerfielen, wie Figg. E und F es illustrieren. An den beiden Enden des langgestreckten Komplexes liegen 2, relativ kleine doppelwertige Zellen, zwischen diese sind 4 einkernige, 2 großkernige und 2 kleinkernige, eingeschaltet. Auch in diesem Falle konnte das Schicksal der zweikernigen Zellen nicht bis zu dem entscheidenden Punkt verfolgt werden, und so



ist der Chromosomenbestand ihrer Abkömmlinge unsicher; für die mittleren 4 Zellen und damit für die größere Hälfte des Keimes dagegen sind uns die Kernverhältnisse bekannt. Aus diesem Ei entwickelte sich eine ziemlich wohlgestaltete Gastrula, in deren primärer Leibeshöhle jedoch reichlich pathologische Elemente vorhanden waren. Da hiernach die Aussicht auf Weiterentwicklung sehr gering war, wurde sie in diesem Stadium konserviert. Ganz ähnlich wie bei unserem vorigen Objekt sind die Wände der Larve zum Teil kleinkernig, zum Teil großkernig, in der bekannten Kernproportion, enthalten aber daneben noch unklare Partien mit wechselnder Kerngröße. Die Larve ist leider bei dem Versuch, sie in bereits dickflüssigem Balsam zu drehen, geplatzt, so daß die relative Größe der einzelnen ektodermalen Bereiche nicht genauer festgestellt werden konnte. Der Darm dagegen zeigte sich ganz klar zur Hälfte kleinkernig, zur Hälfte großkernig, was mit der zentralen Stellung und der zu der Eiachse symmetrischen Orientierung der 4 einkernigen Blastomeren (Fig. F) aufs beste harmoniert. Auch das Mesenchym bestand auf der einen Seite aus kleinkernigen, auf der anderen aus großkernigen Elementen, wie dies nach der Gruppierung des Sechszellenstadiums gleichfalls zu erwarten war.

Auf die große Bedeutung, die den besprochenen und anderen dispermen Keimen für das Problem der Wertigkeit der einzelnen Chromosomen zukommt, habe ich schon früher (15, 18) kurz hingewiesen und werde darauf in der speziellen Arbeit über Doppelbefruchtung zurückkommen.

---

Zum Schluß ist hier noch zu erwähnen, daß ich aus einem Echinus-Ei mit Doppelspindel (Versuch vom 22. März 1902), das bei der ersten Teilung in 2 einkernige und eine zweikernige Zelle zerfallen war (vgl. Fig. C), eine pathologische Gastrula erhielt, welche zwar Bereiche von etwas verschiedener Kerngröße, aber den zu postulierenden Gegensatz eines klein- und großkernigen Bereiches in den uns bekannten Proportionen nicht darbot. Es war dies überhaupt bei allen meinen Versuchen in dieser Frage das einzige Objekt, das sich anders verhielt, als ich erwartet hatte. Eine sehr einfache Möglichkeit zur Erklärung einer solchen Ausnahme von unserem Gesetz wird im allgemeinen Teil besprochen werden.

#### IV. Allgemeiner Teil.

##### f) Kerngröße und Chromosomenzahl. Die Angaben von Y. Delage.

Im Vorstehenden konnte gezeigt werden, daß die Kerne der Seeigellarven, soweit wir die Entwicklung zu verfolgen im Stande sind, in ihrer Größe der Chromosomenzahl ihrer Ahnzellen proportional sind. Nachdem für *Ascaris megalocephala* mit voller Sicherheit der Nachweis geführt worden ist<sup>1)</sup>, daß sich abnorme Chromosomenzahl des Eies während der Entwicklung unverändert erhält, ist von vornherein kaum eine andere Annahme möglich, als daß die dauernde Vergrößerung oder Verkleinerung der Larvenkerne bei den Seeigeln darauf beruht, daß sich auch hier die erhöhte oder verminderte Zahl der Chromosomen von einer Zellgeneration zur nächsten ohne Aenderung forterbt. Daß dies für die ersten Furchungsstadien zutrifft, ist überdies an merogonischen Objekten durch MORGAN (34), für andere künstlich abgeänderte Chromosomenzahlen durch N. M. STEVENS (45) nachgewiesen worden; und ich selbst habe, worüber ich an anderer Stelle berichten werde, für die erste Entwicklung dispermer Keime ein Gleiches feststellen können. Es müßte also eine Regulation der Chromosomenzahl zur Normalzahl, wenn sie vorkäme, auf spätere Stadien verlegt sein. Zu welchen Konsequenzen diese Annahme führen würde, ist leicht zu sehen. Stellen wir uns vor, daß die auf 72 erhöhte Chromosomenzahl des diplokaryotischen Keimes, ebenso wie die auf 18 erniedrigte eines hemikaryotischen, nach einiger Zeit zur Normalzahl 36 zurückkehre, so müßte damit im ersten Fall ein Wachstum der Chromosomen auf das Doppelte, im zweiten eine Verkleinerung auf die Hälfte der Normalgröße verbunden sein, wir müßten also z. B. in den Kernen der Fig. 19b viermal so große Chromosomen antreffen wie in denen der Figg. 15 und 16. Denn wir haben gefunden, daß die Gesamtschromatinmenge eines jeden Larvenkernes dauernd der ursprünglichen Chromosomenzahl proportional ist. Anstatt der einfachen Erklärung dieser Tatsache aus einem durch alle sonstigen Erfahrungen fast zur Gewißheit erhobenen Fortbestehen des einmal hergestellten abnormen Zustandes, müßten wir also eine Kom-

---

1) Vergl. BOVERI (6, 8, 12), HERLA (30), ZOJA (55), ZUR STRASSEN (47).

bination zweier nirgends beobachteter Vorgänge annehmen: einer Aenderung der Chromosomenzahl zwischen zwei Kernteilungen und einer korrespondierenden entgegengesetzt gerichteten Aenderung der Chromosomengröße.

Und doch soll dieses doppelt Unwahrscheinliche bei den Echiniden verwirklicht sein. DELAGE (19, 20) hat aus seinen Versuchen über „Merogonie“ und künstliche Parthenogenese das Resultat abgeleitet, daß die bei den genannten Versuchen um die Hälfte zu kleine Chromosomenzahl des Eies in den Larven zur Normalzahl zurückgekehrt gefunden werde. Und er begnügt sich nicht mit dieser Konstatierung, zu deren Erklärung noch verschiedene Möglichkeiten bestünden, sondern stellt den, selbst im Fall der Richtigkeit seiner Beobachtungen unbegründeten Satz auf, daß die Chromosomenzahl eine Specieseigenschaft sei, welche bei jeder künstlichen Veränderung sich immer wieder restituieren.

Wenden wir uns zu den dieser Behauptung zu Grunde liegenden Tatsachen, so habe ich schon früher (15) darauf aufmerksam gemacht, daß DELAGE bei seiner Aussage über die Chromatinverhältnisse künstlich-parthenogenetischer Strongylocentrotuslarven einer Täuschung anheimgefallen ist, indem er irrtümlicherweise die normale Chromosomenzahl des befruchteten Eies auf 18 anstatt 36 annahm. So bleiben uns also nur noch seine Merogonieversuche zu betrachten übrig. DELAGE hat mitgeteilt, daß er ein bestimmtes Ei unter dem Mikroskop zerschnitten, das kernhaltige und kernlose Stück befruchtet und beide isoliert zu Larven aufgezogen habe. In diesen Objekten — wie viele solche Paare er besaß und wie weit sie sich entwickelt haben, ist nicht gesagt — hat DELAGE die Chromosomen gezählt und identische Zahlen gefunden.

Was nun meine eigenen Erfahrungen in diesem Punkte betrifft, so ist es mir an meinen Präparaten des Blastulastadiums und späterer Stadien nur ausnahmsweise möglich gewesen, die Chromosomen auch nur mit annähernder Genauigkeit zu zählen. Sowohl an den mit Sublimat-Essigsäure wie den mit Pikrin-Essigsäure abgetöteten Objekten finde ich die Chromosomen in der Regel so dicht zusammengedrängt, daß höchstens für einige davon Anfang und Ende sicher anzugeben ist. Eine wirklich exakte Zählung vermochte ich nur an der einzigen Teilungsfigur auszuführen, die in Fig. 11 wiedergegeben ist. Sie gehört einer Ektodermzelle einer kleinkernigen, also hemikaryotischen Fragmentgastrula von Strongylocentrotus an (Versuch vom 5. Dezember

1901). Die Chromosomenzahl ließ sich hier auf 17 bestimmen, d. i. die Zahl, die bei dieser Species dem einzelnen Hemikaryon des Eies zukommt (16—18). Eine Regulation zur Normalzahl hat hier also nicht stattgefunden. So vereinzelt nun dieser Fall auch ist, so genügt er doch im Verein mit den anderen Wahrnehmungen, um den Beweis zu erbringen, daß wir es in dieser mangelnden Regulierung nicht mit einem Ausnahmefall zu tun haben, sondern daß sie das typische Verhalten aller derjenigen Objekte repräsentiert, die ihre Entwicklung mit einer abnormen Chromosomenzahl begonnen haben. Zunächst ist zu erwähnen, daß ich in einer Anzahl von Teilungsfiguren arrhenokaryotischer Keime die Chromosomenzahl wenigstens in so genauer Annäherung habe feststellen können, um behaupten zu dürfen, daß diese Zahl ungefähr die des einzelnen Vorkernes und nicht die Normalzahl ist. Steht aber dies fest, so können wir von hier aus auch auf andere Fälle Schlüsse ziehen.

In Fig. 7, 8 und 9 (Taf. XIX) sind bei gleicher Vergrößerung Teilungsfiguren aus einer Monastergastrula, aus einer normalen Gastrula und aus einer kleinkernigen, also hemikaryotischen Fragmentgastrula, sämtlich von *Strongylocentrotus*, abgebildet, also von 3 Objekten, für die die Chromosomenzahlen der Ausgangszellen im Verhältnis von 4:2:1 stehen. Obgleich nun von einer Zählung der Chromosomen in diesen Teilungsfiguren nicht die Rede sein kann, läßt sich das relative Zahlenverhältnis doch mit ziemlich großer Annäherung bestimmen. Man kann, besonders klar bei Vergleichung der Aequatorialplatten, die charakteristischerweise in den 3 Larven ungefähr gleich dick sind, feststellen, daß die Chromatinmenge der Fig. 8 etwa doppelt so groß, die der Fig. 7 mindestens viermal so groß ist als die der Fig. 9<sup>1)</sup>. Man kann zweitens an einzelnen der mehr isoliert liegenden Chromosomen Länge und Dicke bestimmen und bemerkt, daß diese Maße für alle 3 Larven ungefähr übereinstimmen. Daraus folgt aber mit aller Sicherheit, daß die Mitosen der amphikaryotischen Larve etwa doppelt, die der diplokaryotischen etwa viermal so viele Chromosomen enthalten müssen als die der hemikaryotischen Larve. Bilder, wie Fig. 10a und b, erstere von einer amphikaryotischen, letztere von einer hemi-

---

1) Berücksichtigt man, daß die Chromosomen durch Zwischenräume voneinander getrennt sind, so sieht man leicht ein, daß eine Aequatorialplatte mit 4 x Chromosomen etwas mehr als viermal so groß sein muß als die mit x Chromosomen.

karyotischen Fragmentgastrula, machen dies besonders augenfällig. Aus diesen Feststellungen dürfen wir aber nach allen sonstigen Erfahrungen mit Bestimmtheit schließen, daß sich in den Teilungsfiguren der Larven noch genau die nämlichen Chromosomenzahlen finden wie in den Ausgangszellen.

Fragt man nun, was dann DELAGE als Grundlage für seine Behauptung vor sich gehabt haben kann, so wird dies wohl für immer unaufgeklärt bleiben. Vor allem ist nicht zu verstehen, wie einem so geübten Beobachter, nachdem er doch den Kernen seine spezielle Aufmerksamkeit gewidmet hat, der höchst auffallende Unterschied in der Kerngröße zwischen amphikaryotischen und hemikaryotischen Larven hat entgehen können. War derselbe an seinen Larven nicht vorhanden? Dann kann er gar keine typischen „merogonischen“ Objekte vor sich gehabt haben. Ich habe schon früher (13) auf eine bestimmte Abnormität aufmerksam gemacht, durch welche eine hemikaryotische Larve die Chromosomenzahl einer amphikaryotischen erreichen kann. Eine zweite, für den Fall von DELAGE jedenfalls näher liegende Möglichkeit habe ich seither kennen gelernt; sie liegt in der „Monaster“-Bildung, wie sie als Folge des Schüttelns kurz nach der Befruchtung im speziellen Teil (Abschnitt b) eingehend beschrieben worden ist. Wie dort dargelegt, führt der Monaster zu einer Verdoppelung der in der Zelle ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl, und er würde also, wenn er in einem hemikaryotischen Eifragment aufträte, hier die Chromosomenzahl eines amphikaryotischen Keimes bewirken.

Daß Monasterbildung nicht nur als Folge des Schüttelns auftreten kann, geht aus gewissen von TEICHMANN (49) beschriebenen Fällen hervor, und ich selbst habe Ähnliches beobachtet. Wie leicht diese Abnormität zu falschen Schlüssen führen kann, mag noch an einem bestimmten Beispiel näher erläutert werden, das in Fig G (p. 480) abgebildet ist. Dieser aus 5 Zellen bestehende Keim stammt aus einem dispermen Ei von *Strongylocentrotus*, das einen Triaster zur Ausbildung gebracht und sich simultan in 3 Zellen geteilt hatte<sup>1)</sup>. Während nun 2 davon sich in der für diese Objekte typischen Weise abermals geteilt hatten, hat die dritte einen Monaster gebildet, der, wie alle Monaster von sehr langem Bestand, noch auf einem Stadium nachweisbar ist, wo die 4 anderen Zellen schon wieder zur Teilung bereit sind. In diesem Moment

1) Näheres über diese Abart dispermer Furchung siehe in 15.

wurde der Keim fixiert. Die Monasterzelle zeigt die Chromosomen in der für diese Figuren typischen Weise in Form einer Kugel-  
fläche angeordnet, und über das Schicksal, das sie weiterhin er-  
fahren hätte, kann nach dem, was wir von den Eiern mit

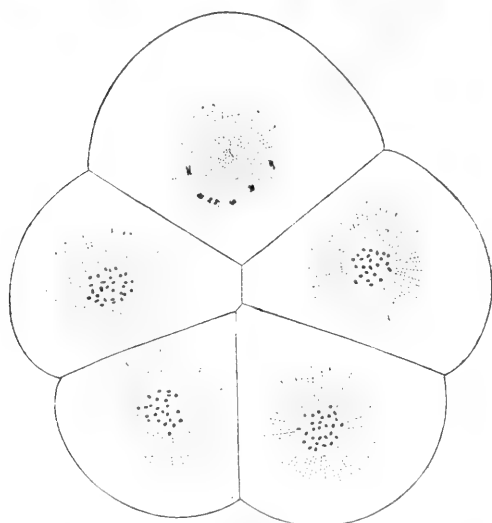


Fig. G.

Monaster wissen, kein Zweifel bestehen. Die Chromosomen hätten sich gespalten und alle Tochterchromosomen wären wieder in einem einzigen Kern vereinigt worden. Hätte dann die Zelle in der nächsten karyokinetischen Periode einen Amphias-  
ter entwickelt, wie es die Regel ist, so würde sie von da an in der gleichen Weise, wie die anderen, an der Embryonalentwicklung teilnehmen, aber mit

dem Doppelten ihrer ursprünglichen Kernmenge. Und wenn man auf einem späteren Stadium die Chromosomen zählen würde, ohne jenes Intermezzo beobachtet zu haben, würde man zu Resultaten kommen, die unserem Zahlengesetz zu widersprechen scheinen.

Wenn man nun bedenkt, welchen ungünstigen Bedingungen ein nach dem Verfahren von DELAGE auf dem Objektträger durch Zerschneiden gewonnenes und in einem hängenden Tropfen gezüchtetes Fragment unterliegt, im Vergleich zu den aus einer großen Menge von Schüttelfragmenten ausgesuchten, in einer Fülle von Wasser lebenden Stücken, so ließe sich wohl verstehen, daß gerade bei der Versuchsanordnung von DELAGE eine derartige Abnormität vorgekommen sein könnte und zu einer Täuschung geführt hätte.

Ganz allgemein aber lehren Fälle wie der oben beschriebene, daß vereinzelte scheinbare Ausnahmen von den zu postulierenden Chromatinmengenverhältnissen das von uns nachgewiesene Gesetz nicht umstoßen können. Denken wir uns z. B., daß in dem partiell-thelykaryotischen Keim der Fig. 22 auf dem Zweizellenstudium in jener Blastomere, die nur das Eikernderivat enthält, ein Monaster aufgetreten wäre, während die andere sich regulär weitergeteilt

hätte, so wäre damit in unserer ersten Blastomere die Normalzahl von Chromosomen hergestellt worden, und die Larve würde aller Voraussicht nach in allen Teilen gleich große Kerne aufweisen.

In solcher Weise läßt sich auch die auf p. 475 erwähnte disperme Larve erklären, die ich als einzige Ausnahme von unserem Gesetz beobachtet habe.

**g) Der Satz vom proportionalen Kernwachstum. Junges und ausgewachsenes Chromatin. Zur Theorie der Chromosomen-Individualität.**

Stehen unsere Befunde schon insofern zur Theorie der Chromosomen-Individualität in Beziehung, als sie die an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen bestätigen, daß sich abnorme Chromosomenzahlen durch den ruhenden Kern hindurch unverändert erhalten, so sind sie nun für diese Lehre noch in anderer Beziehung von großer Wichtigkeit. Obgleich ich mich hierüber schon in meinem Aufsatz über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz (18) eingehend geäußert habe, wird es doch nicht überflüssig sein, an der Hand des im speziellen Teil dargelegten Beobachtungsmaterials nochmals auf diese Beziehungen zurückzukommen.

Die Tatsache, daß die gleiche abnorme Chromosomenzahl von einer Zellgeneration zur nächsten immer wieder auftritt, läßt zunächst zwei Erklärungen zu: einmal diejenige, welche in der Individualitätstheorie ausgesprochen ist, dann aber noch die zweite, daß bei Schaffung einer abnormen Chromosomenzahl in einer Zelle nicht diese Zahl, sondern die in ihr gegebene Menge von Chromatin für die Zukunft das Entscheidende ist, derart, daß diese in bestimmtem Verhältnis vermehrte oder verminderte Menge der Grund ist, daß bei der Vorbereitung des Kernes zur Teilung eine entsprechend größere oder geringere Zahl von Segmenten gebildet wird und damit die gleiche abnorme Zahl wieder auftritt, die in den Kern eingegangen war.

Schon die Tatsache freilich, daß die Chromosomen eines Echinidenkerns von ungleicher Größe sind (vgl. 18, p. 57), macht diese Annahme unwahrscheinlich. Was ihr aber vollends den Boden entzieht und zugleich in entscheidender Weise für die Individualitätstheorie spricht, das sind die Tatsachen der Chromatinvermehrung, welche uns durch die oben mitgeteilten Versuche bekannt geworden sind.

Wir wissen, daß das Chromatin in der Periode zwischen zwei Teilungen wächst. Da im Allgemeinen der Kern der Tochterzelle schließlich wieder so groß ist wie der der Mutterzelle, können wir als das typische Verhalten das angeben, daß jenes Wachstum die Chromatinmenge verdoppelt <sup>1)</sup>.

Fragen wir zunächst, von welchen Faktoren diese zwischen je zwei Teilungen eintretende Vermehrung des Chromatins abhängt, so bestehen hier von vornherein die beiden Möglichkeiten, daß entweder das der Zelle bei ihrer Entstehung zugefallene Chromatin die Menge des neu zu bildenden bestimmt, oder daß die Zunahme von etwas außerhalb des Chromatins Gelegenem normiert wird <sup>2)</sup>. Betrachten wir von dieser Frage aus die im speziellen Teil angeführten Tatsachen, so folgt aus ihnen, daß in unseren Fällen die Chromatinzunahme einer Zelle unter ganz gleichen protoplasmatischen Bedingungen ausschließlich von der Menge des ihr bei ihrer Entstehung zugeteilten Chromatins abhängt. Denn, wie uns die Vergleichung der amphikaryotischen Keime mit den hemi- und diplokaryotischen lehrt, vermehrt sich das Chromatin nicht auf eine bestimmte, für die Zellenart typische Menge, sondern stets, mag die Zelle viel oder wenig erhalten haben, auf etwa das Doppelte der Anfangsmenge, also proportional zu sich selbst. Aus diesem „Satz des proportionalen Kernwachstums“ geht nicht nur hervor, daß die Chromatinvermehrung eine Funktion des Chromatins selbst ist, sondern es nötigt uns überdies die darin ausgesprochene Tatsache zur Annahme eines in dieser Substanz ablaufenden cyklischen Wechsels, der sich am besten durch die Gegenüberstellung von jungem und ausgewachsenem Chromatin ausdrücken läßt. Das Chromatin, wie es in Gestalt der neuentstandenen Tochterchromosomen einer Zelle zufällt, ist junges Chromatin, es wächst nun bis etwa zum doppelten Volumen heran; jetzt ist es ausgewachsen, d. h. zu weiterem Wachstum unfähig, aber reif zur Fortpflanzung, in Gestalt der sich teilenden Mutterchromosomen. Ohne dieses Heranwachsen gibt es keine Teilungsfähigkeit, ohne Teilung kein neues Wachstum. Auch wenn eine Zelle, wie es in der diplokaryotischen Larve der Fall ist, so viele Tochterchromosomen in sich aufgenommen hat, daß

1) Ob dieser Satz für den jungen Echinidenkeim streng gilt, ist nicht sicher zu entscheiden, im Uebrigen aber für unsere Betrachtungen gleichgültig.

2) Gewisse von R. HERTWIG (32, p. 116/117) geäußerte Vorstellungen rechnen, wie mir scheint, mit dieser zweiten Alternative.



sie, der Menge nach, bei ihrer Entstehung schon so viel Chromatin besitzt wie eine normale Zelle, wenn sie sich wieder teilen will, unterbleibt doch nicht etwa das Wachstum. Das Heranwachsen ist eine in der Konstitution begründete Eigenschaft, die das Chromatin so wenig abzulegen vermag, wie etwa ein menschliches Kind. Und so bleibt die Chromatinmenge einer solchen Zelle in allen Stadien ihres Bestehens in gleichem Maße abnorm groß. Umgekehrt, wenn eine Zelle weniger zugeteilt erhält als normalerweise, so vermag das Chromatin nun nicht seine Wachstumsfähigkeit zu steigern, um damit die typische Menge zu erreichen, sondern auch hier findet nur ein Wachstum bis zu jener ganz bestimmten Grenze statt; dann ist der ausgewachsene Zustand erreicht. Die Chromatinmenge einer solchen Zelle bleibt dauernd abnorm klein.

Man könnte zur Erklärung dieser letzten Erscheinung auf den Gedanken verfallen, daß das Chromatin deshalb nicht zur typischen Menge heranwachse, weil ein außer ihm gelegener Trieb der Zelle, sich von neuem zu teilen, ihm hierzu nicht Zeit lasse. Allein wir brauchen uns nur die im speziellen Teil angeführten Tatsachen zu vergegenwärtigen, um diese Deutung sofort fallen zu lassen. Denn wir haben erfahren, daß gerade die Chromatinmenge es ist, welche die Zahl der Teilungen beherrscht. Die hemikaryotische Larve unserer Fig. 2 hätte, nachdem die typische Zellenzahl erreicht war, überreichlich Zeit gehabt, ihre Kerne zur Normalgröße heranwachsen zu lassen. Statt dessen haben ihre Zellen eine neue Teilung durchgemacht, die in der normalen Entwicklung gar nicht vorkommt.

Mit diesem Teilungsschritt, den die hemikaryotische Larve über die Norm hinaus tut, während ganz entsprechend die diplokaryotische um einen Teilungsschritt hinter der normalen Larve zurückbleibt, gelangen wir zu dem zweiten Hauptpunkt unserer Betrachtung: ohne Chromosomenteilung kein neues Chromatinwachstum. Wenn wir die Chromatinvermehrung vom Ei bis zum fertigen Organismus an das Alternieren von Wachstum und Teilung der chromatischen Substanz geknüpft sehen, so sind wir gewohnt, diese Teilung nur von dem Gesichtspunkte aus zu betrachten, daß die Embryonalentwicklung in ihrer allgemeinsten Grundlage eine Zellenvermehrung ist, und daß jede dieser durch successive Zweiteilung entstehenden Zellen eine Portion des Chromatins erhalten muß. Unsere abnormen Fälle belehren uns aber, daß die Teilung der Chromosomen nicht allein aus

diesem Grunde existiert, sondern daß sie schon deshalb unerläßlich ist, weil es ohne sie keine weitere Vermehrung des einmal ausgewachsenen Chromatins gibt. Hat ein Keim, der bereits die typische Zahl von Teilungen durchgemacht hat, in seinen Zellen zu wenig Chromatin, so kann dieser Defekt nicht anders beglichen werden als durch eine Teilung der Chromosomen und — da diese Teilung infolge einer sehr festen Verknüpfung der Geschehnisse mit einer Kern- und Zellteilung Hand in Hand geht — durch eine entsprechende über die typische Zahl der Species hinausgehende Vermehrung der Zellen<sup>1)</sup>.

Suchen wir uns jetzt klar zu machen, zu welcher Auffassung der Kernkonstitution diese Feststellungen nötigen, so wird ein Vergleich sehr dienlich sein, das Wesentliche scharf hervortreten zu lassen. Denken wir uns 1 cmm lebender Paramäciensubstanz, so kann sich diese Menge, vorausgesetzt, daß sie aus lauter frisch aus der Teilung hervorgegangenen Individuen besteht, durch einfaches Wachstum auf das Doppelte vermehren, also auf 2 cmm. Darüber hinaus aber kann eine Vermehrung durch bloßes Wachstum nicht stattfinden. Sollen aus unseren 2 cmm Paramäciensubstanz nun 4 werden, so ist dies nur dadurch möglich, daß sich die einzelnen Tiere teilen. Erst die hierdurch geschaffenen jungen Tiere sind wieder zum Wachstum auf das Doppelte fähig und erreichen damit jene Menge.

Das Chromatin verhält sich in seinen Vermehrungsgesetzen genau so, wie unsere „Paramäciensubstanz“; und man braucht sich nur zu vergegenwärtigen, daß die soeben kurz formulierte Vermehrungsweise dieser lebenden Substanz ihren Grund in der Zusammensetzung aus gleichartigen teilungsfähigen Individuen mit einer festen, autonom bestimmten Maximalgröße besitzt, um einzusehen, daß die gleichen Vermehrungsgesetze der chromatischen Kernsubstanz gar nicht anders als durch die Annahme erklärbar sind, daß auch sie aus ganz entsprechenden Individuen aufgebaut ist. Ich halte diese Betrachtungsweise und ihr Resultat für eines der stärksten Argumente dafür, daß wir uns die in der

---

1) Es ist ohne weiteres klar, daß die hemikaryotische Larve dem normalen Zustand noch näher käme, wenn die Chromosomen ihrer Kerne sich ohne Kern- und Zellteilung verdoppeln könnten. Allein die karyokinetischen Vorgänge vermögen sich, wie auch andere Erfahrungen, so z. B. diejenigen M. HEIDENHAINS (29) an den Riesenzellen des Knochenmarkes lehren, nicht voneinander zu emanzipieren.

Mitose unterscheidbaren Chromatinstücke im scheinbar einheitlichen Gerüst des ruhenden Kernes selbständig bleibend zu denken haben.

#### b) Die Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche.

Nachdem allgemein festgestellt ist, daß ein Kern um so größer ist, je mehr Chromosomen er enthält, erhebt sich die Frage, in welchem Maße die Kerngröße mit der Chromosomenzahl zunimmt. Da unsere Versuche nebeneinander Fälle mit  $x$ , mit  $2x$  und  $4x$  Chromosomen enthalten, verfügen wir hinsichtlich der Zahlenverhältnisse über ein völlig sicheres Vergleichsmaterial. Was jedoch die Berechnung nur in grober Annäherung ausführen läßt, ist einmal die geringe Größe der Kerne, so daß bei der Zeichnung schon die Dicke der Bleistiftlinie beträchtliche Unterschiede bedingt, und zweitens der Umstand, daß die Kerne sehr häufig nicht Kugeln, sondern verlängerte oder abgeplattete Ellipsoide sind und es im Allgemeinen unmöglich ist, mehr als zwei zueinander senkrechte Durchmesser zu ermitteln. Auch ist es ganz sicher, daß selbst die Größe benachbarter Kerne in der gleichen Larve bei ganz gleicher Chromosomenzahl nicht unerheblichen Schwankungen unterliegt.

Eine Forderung, auf welche besonders im Pluteusstadium zu achten ist, ist die, daß nur Kerne gleicher oder symmetrischer Larvenbezirke miteinander verglichen werden. Sehr häufig erscheinen die Kerne innerhalb der Wimperschnur, besonders diejenigen in der Umgebung des Mundes bei Oberflächenansicht bedeutend größer als die Kerne der Scheitelwand.

Die Vergleichung habe ich überall in der Weise vorgenommen, daß eine Anzahl benachbarter Kerne aus entsprechenden Bereichen der einzelnen Larven so genau wie möglich bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat skizziert wurden; an diesen Zeichnungen wurden die Messungen ausgeführt. Bei verschiedener Kerngröße wurden immer die kleinen Kerne mit den kleinen, die großen mit den großen verglichen. Das Oberflächenverhältnis — wir werden gleich sehen, daß es uns auf dieses ankommt — wurde in der Weise berechnet, daß die Kerndurchmesser mit dem Maßstab gemessen, bei kreisförmigem Kontur die gefundene Zahl ins Quadrat erhoben, bei ovalem die des längsten und kürzesten Durchmessers miteinander multipliziert wurden. Die Fehler dieser Berechnung sind klar. Da sie aber für alle Objekte wesentlich die gleichen sind, können sie das Resultat nicht erheblich beeinträchtigen.

Für die Vergleichung wurden folgende Objekte benutzt:

1) Aus dem Versuch vom 31. März 1902 die in Figg. 1 und 2 abgebildeten Fragmentplutei von *Echinus*, von denen der erstere amphikaryotisch, der letztere hemikaryotisch ist (vgl. p. 452). Es wurden Kerne der Scheitelwand sowohl von der Fläche, wie im optischen Schnitt (Figg. 1c und 2c) gezeichnet. Das Oberflächenverhältnis zwischen den kleinsten Kernen hier und dort ergab sich als etwa 12 : 22, das der größten 13 : 24.

2) Aus dem Versuch vom 25. März 1902 die beiden amphikaryotischen Fragmentgastrulae und die zugehörige hemikaryotische Gastrula von *Echinus* (vgl. p. 454). In Figg. 3 und 4 sind Kerne aus dem Ektoderm der beiden ersteren, in Fig. 5 solche der hemikaryotischen Larve gezeichnet. Das Oberflächenverhältnis ist ungefähr zwischen den kleinen Kernen 12 : 22, zwischen den großen 16 : 30.

3) Aus dem Versuch vom 22. März 1902 in dem partiell-arrhenokaryotischen *Pluteus* (dispermen Doppelspindelpluteus) von *Echinus* (vgl. p. 472 und Fig. 25a) angrenzende symmetrisch gelegene Bereiche der Scheitelwand (Fig. 25b). Die Kerne sind hier in ihren Konturen auffallend gleichmäßig. Die Oberflächen verhalten sich im Mittel wie 14 : 27.

4) Aus dem Versuch vom 24. Januar 1902 in der partiell-thelykaryotischen Gastrula von *Strongylocentrotus* (vgl. p. 467 und Fig. 22a—d) angrenzende Bereiche des Ektoderms (Fig. 22d). Das berechnete Oberflächenverhältnis ist für die kleinsten Kerne ungefähr 14 : 30, für die größten 18 : 42.

Daß die größten Kerne des großkernigen Bereiches eine so hohe Zahl ergeben, beruht offenbar darauf, daß sie, wie der optische Durchschnitt (Fig. 22b) lehrt, stark abgeplattet sind, wogegen die kleinen Kerne Kugeln darstellen.

5) Aus dem Versuch vom 1. April 1902:

a) in der diplokaryotischen Gastrula der Fig. 19 und der zugehörigen normalen Kontrollgastrula (Fig. 18) von *Strongylocentrotus* (vgl. p. 462) einige Ektodermkerne in der Gegend des Akron (Figg. 18c und 19c). Das Oberflächenverhältnis ist für die kleineren Kerne ungefähr 30 : 57, für die größten 41 : 93.

Die auffallend hohe Zahl für die größten Diplokaryen beruht zum Teil wieder auf stärkerer Abplattung, zum anderen Teil aber dürfte sie wohl darauf zurückzuführen sein, daß, wie oben ausgeführt, das Stadium etwas jünger ist.

b) in einem krüppelhaften diplokaryotischen *Pluteus* und einem normalen Kontrollpluteus (vgl. p. 464) entsprechende Be-

reiche des Mundfeldes (Figg. 20 und 21). Das Oberflächenverhältnis ist hier im Mittel ungefähr 33 : 60.

6) Aus dem Versuch vom 5. Dezember 1901 (vgl. p. 458) die beiden in Figg. 14a und 16a abgebildeten Fragmentgastrulae von *Strongylocentrotus*, von denen die eine amphikaryotisch, die andere hemikaryotisch sein muß. Es wurden die in Figg. 14b und 16b gezeichneten Ektodermkerne verglichen.

Das Oberflächenverhältnis ist für die kleinen Kerne ungefähr 14 : 30, für die größeren 21 : 42.

Da sonach die für die amphikaryotische Fragmentgastrula des letzten Versuches gefundenen Zahlen (30—42) mit den sub 5a) angeführten einer normalen *Strongylocentrotus*-Gastrula (30—41) übereinstimmen, lassen sich durch diese Vermittlung auch die Kerne unserer hemikaryotischen Gastrula (Fig. 16b) mit denen der diplokaryotischen Larven (Figg. 19c und 21) in Parallele stellen. Die für die Kernoberflächen gefundenen Zahlen sind dort 14—21, hier 57—93; das Verhältnis ist also im Mittel ungefähr 1 : 4.

---

Die Uebereinstimmung bei allen diesen Vergleichen ist eine so große, daß wir es hier ohne Zweifel mit streng gesetzmäßigen Verhältnissen zu tun haben. Die Zahlen lehren, daß die Kerne diplokaryotischer Larven oder Larvenbezirke eine doppelt so große Oberfläche besitzen als diejenigen amphikaryotischer, und eine viermal so große als diejenigen hemikaryotischer. Es sind also die Oberflächen der Kerne ihrer Chromosomenzahl und damit auch der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge direkt proportional.

Dieses Ergebnis ist deshalb merkwürdig, weil man sich die Kernvakuole auf Grund gewisser Erfahrungen als die Summe der Partialbläschen denkt, die je um ein Chromosoma entstehen können. Bei den Echiniden baut sich ja der Kern in der Tat aus der Verschmelzung der um die einzelnen Tochterchromosomen auftretenden Vakuolen auf. Danach möchte man erwarten, daß nicht die Oberfläche, sondern der Inhalt des Kernes der Chromosomenzahl proportional wäre.

Wenn wir nun versuchen, uns das von dieser Erwartung abweichende Resultat verständlich zu machen, so dürfte die Annahme am wahrscheinlichsten sein, daß darin das Bestreben eines jeden Chromosoma zum Ausdruck kommt, einen bestimmten, seiner

Größe entsprechenden Teil der Kernmembran oder, mit anderen Worten, der an die Kernhöhle angrenzenden Protoplasmafläche mit Beschlag zu belegen. Es ist für viele Objekte beschrieben worden, daß sich das Chromatin während der Kernrekonstruktion mehr und mehr gegen die Kernoberfläche zieht, so daß in manchen Fällen das Innere fast leer ist, und vor der Kernauflösung zeigt sich besonders deutlich, wie die meisten Windungen des feinen dichten Knäuels der Kernmembran entlang laufen<sup>1)</sup>. Es ist ja auch, wenn die Tätigkeit der Chromosomen darauf beruht, Stoffe aus dem Protoplasma in sich aufzunehmen und solche dorthin abzugeben, die zweckmäßigste Anordnung, wenn jedes Element mit einem gewissen Bezirk direkt an das Protoplasma angrenzt. Beansprucht aber jedes Chromosoma unter allen Umständen einen gleich großen bestimmten Platz an der Kernmembran, so leitet sich daraus das von uns konstatierte Verhältnis mit Notwendigkeit ab.

Es ist etwas ganz Ähnliches, wie bei den von DRIESCH (24) festgestellten Größenverhältnissen der Larven aus ganzen, halben, Viertel-Eiern u. s. w., die auch nicht mit ihrem Volumen, sondern mit ihrer Oberfläche der Protoplasma menge, aus der sie sich ableiten, proportional sind, weil eben dieses Protoplasma durch den Entwicklungsprozeß zu „Oberflächen“ — den embryonalen Blättern — angeordnet wird.

Hier dürfte die geeignetste Stelle sein, um schließlich noch einen sehr auffallenden Befund in Betreff der Kerngröße zur Sprache zu bringen. Aus einem meiner Versuche vom Jahre 1889 besitze ich noch zwei in Kanadabalsam eingebettete Zwergplutei von *Echinus microtuberculatus*, die ich aus kernlosen Fragmenten isoliert gezüchtet hatte und die deshalb bei unseren Folgerungen außer Betracht bleiben mußten, weil ich von diesem Versuch Kontrollobjekte aus ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten nicht besitze. Immerhin war es nach dem, was oben (p. 457) über die Gleichartigkeit der Kerngrößen bei Larven aus verschiedenen Kulturen gesagt worden ist, von Interesse, die Kerngrößen jener beiden alten Larven mit denen der neuen zu vergleichen.

Zu meiner Ueberraschung fand ich nun, daß die Kerne der beiden hemikaryotischen Plutei von 1889 sehr erheblich kleiner

1) Es mag zur Illustration auf meine Abbildungen der Vorkerne von *Ascaris meg.* (6, Taf. I, Fig. 15—20) und die zugehörige Beschreibung (p. 36 ff.) hingewiesen sein.

sind als diejenigen der hemikaryotischen Echinuslarven von 1902. In Fig. 12 (Taf. XIX) sind einige Kerne der Scheitelwand von der einen Larve abgebildet, in genau der gleichen Vergrößerung, bei welcher Figg. 1c und 2c, sowie Figg. 3—6 gezeichnet sind. Die Kerne der anderen Larve stimmen mit den in Fig. 12 wiedergegebenen genau überein.

Vergleicht man nun diese Kerne mit denen der im Jahre 1902 gezüchteten hemikaryotischen Echinuslarven (Figg. 2c, 5, 6 und rechte Hälfte von Fig. 25b), so ergibt sich, daß ihre Oberfläche nur etwa halb so groß ist wie die der letzteren. Sind die einzelnen Chromosomen hier und dort gleich groß, so müssen, nach unserem Gesetz, die Echinuskern von 1889 nur halb so viele Chromosomen enthalten haben wie die entsprechenden Kerne von 1902.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß ich bei meinen in den Jahren 1888 und 1889<sup>1)</sup> ausgeführten Zählungen der Chromosomen von Echinus als Norm 9 Chromosomen für jeden Vorkern festgestellt habe (8, p. 30), während ich, wie auch N. M. STEVENS (45) im Winter 1902 als die Normalzahl für jeden Vorkern ungefähr 18 ermittelte (vgl. oben p. 450, Anmerk.). Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese beiden Ergebnisse in kausalem Zusammenhang stehen, und die oben schon ausgesprochene Vermutung, daß Echinus microtuberculatus, gleich dem Pferdespulwurm, in einer uni- und bivalenten Varietät vorkommt, erhält damit eine neue Bekräftigung.

#### i) Das Verhältnis zwischen Kerngröße und Größe und Zahl der Zellen.

Neben der Abhängigkeit der Kerngröße von der Chromosomenzahl war das zweite Hauptergebnis des speziellen Teiles dieses, daß die Zellgröße und damit auch die Zellenzahl einer Larve eine Funktion der Kerngröße und also der Chromosomenzahl ist.

Entstehen zwei Larven aus gleich großen Protoplasten, aber mit verschiedener Kernmenge, so besitzt die großkernige Larve größere und dafür weniger Zellen als die kleinkernige. Der Sinn dieses Verhältnisses kann nicht zweifelhaft sein. Die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma erfordern, daß beide Teile in einem bestimmten Mengenverhältnis zueinander stehen,

---

1) Die Figg. 49 und 52, Zellen-Studien III, welche die 9 Chromosomen selbständiger Spermakerne zeigen, stammen aus dem Jahre 1889.

welches R. HERTWIG (32) durch den kurzen Ausdruck „Kern-plasmarelation“ gekennzeichnet hat. Ein großer Kern vermag *ceteris paribus* einen größeren Zelleib zu versorgen als ein kleinerer. Da nun die Zellsubstanz während der ersten Entwicklungsvorgänge, solange noch nicht Substanzen von außen zugeführt werden, sich bei jeder Zellteilung auf die Hälfte verkleinert, wogegen der Kern, der nach jeder Teilung auf Kosten des Protoplasmas wieder auf seine alte Größe heranwächst, sich gleich bleibt<sup>1)</sup>, wird durch jede Teilung das Mengenverhältnis beider zu Gunsten des Kernes verschoben, und es kann die richtige Kernplasmarelation für verschiedene Chromatinmengen der Ausgangszellen einfach dadurch erreicht werden, daß sich im Fall von abnorm wenig Chromatin die Embryonalzellen öfter, im Fall einer abnorm großen Chromatinmenge weniger oft teilen als normalerweise.

Ueberlegt man sich diesen Sachverhalt etwas näher, so wird man von vornherein die Forderung aufstellen, daß im Fall von zu wenig Chromatin in jeder Zellenfolge des Embryos mindestens eine Teilung mehr stattfinden und also die Zellenzahl das Doppelte betragen muß, im Fall von zu viel Chromatin umgekehrt mindestens ein Teilungsschritt ausfällt und also das gleiche Stadium mit der Hälfte der Normalzahl erreicht wird. Ganz allgemein aber würde diese Betrachtung zu dem Resultat führen, daß die Zellenzahl sonst gleicher, nur in der Chromosomenzahl verschiedener Larven im Verhältnis von 1 : 2 : 4 : 8 stehen muß.

Diese Forderung wird nun in der Tat durch die Fälle mit halber und doppelter Chromosomenzahl so genau, wie man es nur erwarten kann, bestätigt.

Ich stelle die Zählungen, die schon im speziellen Teil für die einzelnen Objekte mitgeteilt worden sind, hier zusammen, möchte aber vorher noch ein Wort sagen über den Grad der Exaktheit, der diesen Zahlen zukommt. Klar ist dieser ja für diejenigen Fälle, wo die Kerne in gleich großen, gleichwertigen Bezirken auf den mit dem Zeichenapparat entworfenen Skizzen gezählt worden sind. Diese Zahlen sind daher bei den Vergleichen vor allem als maßgebend zu betrachten. Anders steht es mit den Zählungen, die sich über große gekrümmte Larvenflächen erstrecken, wo die Grenze, bis zu der gezählt worden ist, nicht genau angegeben werden kann. Es sei deshalb bemerkt, daß in allen Fällen dieser Art die Kerne bis zu jener Stelle gezeichnet worden sind, wo sie

---

1) Schematisch ausgedrückt.



sich in den aufeinander folgenden optischen Schnitten direkt zu decken beginnen. Werden alle Zeichnungen von einer und derselben Person ausgeführt, so wird diese Stelle für alle Objekte von gleicher Größe ziemlich die gleiche und der Fehler in Anbetracht der beträchtlich hohen Zahlen kein übermäßig groß sein. Im Uebrigen darf ich betonen, daß fast alle Zeichnungen angefertigt worden waren, ehe ich, erst aus ihnen, auf das ganz bestimmte Zahlenverhältnis aufmerksam geworden bin; sie sind also jedenfalls nicht zu Gunsten einer vorgefaßten Meinung korrigiert.

Es dienen zur Vergleichung:

1) Aus dem Versuch vom 31. März 1902 die in Figg. 1 und 2 abgebildeten gleich großen Fragmentplutei von Echinus, von denen der erstere amphi-, der letztere hemikaryotisch ist:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
Analwand (mit Ausschluß der Wimperschnurkerne)	317	167 ( $2 \times 167 = 334$ )
4 qcm der Zeichnungen, über dem After	56	29
Hälfte des analen Wimperschnur- bereiches	163	86 ( $2 \times 86 = 172$ )

2) Aus dem Versuch vom 5. Dezember 1901:

a) die beiden in Figg. 14a und 16a abgebildeten gleich großen Fragmentgastrulae, von denen nach der Kerngröße die erstere amphi-, die letztere hemikaryotisch sein muß:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
animale Ektodermfläche bis un- gefähr zum Aequator	244	134
4 mittlere qcm der Zeichnung	115	58

b) die beiden entsprechenden Objekte der Figg. 13 und 15:

	hemikaryotische Larve	amphikaryotische Larve
animale Ektodermfläche bis un- gefähr zum Aequator	345	190
4 mittlere qcm der Zeichnung	104	54

3) Aus dem Versuch vom 1. April 1902 die in Fig. 19b abgebildete Monastergastrula und die in Fig. 18b wiedergegebene normale Gastrula von Strongylocentrotus:

	amphikaryotische Larve	diplokaryotische Larve
primäre Mesenchymzellen	43	23
animale Ektodermfläche bis un- gefähr zum Aequator	378	181 ( $2 \times 181 = 362$ )
4 mittlere qcm der Zeichnung	71	31

4) Aus dem Versuch vom 22. März 1902 in dem dispermen Doppelspindelpluteus von Echinus nach der Zeichnung Fig. 25a ein symmetrischer groß- und kleinkerniger Bereich der Scheitelwand von 4 qcm:

hemikaryotischer Bezirk	amphikaryotischer Bezirk
59	32

Nach den Resultaten dieser Zählungen sind wir zu der Behauptung berechtigt, daß unter der Voraussetzung identischer Größe und gleichen Alters die diplokaryotische Larve ungefähr halb so viele Zellen besitzt wie die normale amphikaryotische, diese halb so viele wie die hemikaryotische. Es ist also die Zellenzahl der Seeigellarven der in den Zellen enthaltenen Chromosomenzahl umgekehrt proportional.

Daraus folgt aber ohne weiteres, daß das Zellvolumen einer diplokaryotischen Larve ungefähr doppelt so groß sein muß wie das einer aus gleich großem Ei entstandenen amphikaryotischen, das Zellvolumen dieser letzteren doppelt so groß wie dasjenige einer hemikaryotischen Larve von gleicher Eigröße. Die Zellgröße der Seeigellarven ist der in den Zellen enthaltenen Chromosomenzahl direkt proportional.

Da endlich, wie im vorigen Abschnitt festgestellt worden ist, der Kern nicht mit seinem Volumen, sondern mit seiner Oberfläche der Chromosomenzahl proportional ist, so leitet sich aus diesem und dem vorigen Satz noch der weitere ab, daß mit Erhöhung der Chromosomenzahl das Kernvolumen stärker wächst als das zugehörige Zellvolumen. Würden wir in unseren einzelnen Zeichnungen die Kerngröße auf das gleiche Maß bringen, so möchte man nach diesem Satz wohl erwarten, daß, je größer in den Originalen die Kerne waren, sie jetzt um so dichter liegen müßten. Führt man dies aber wirklich aus — mit ziemlicher Annäherung kann man den gewünschten Effekt einfach dadurch erreichen, daß man den kleinkernigen Bezirk mit der Lupe so stark vergrößert, bis die Kerne so groß

erscheinen wie in dem zu vergleichenden großkernigen — so ist von der erwarteten Verschiedenheit nichts zu bemerken; die Kerne scheinen in beiden Fällen gleich dicht zu liegen. Der Widerspruch, der hier aufzutreten scheint, löst sich jedoch, wenn man die Zellenform beachtet, sowie die Art, in der die Zellen den Embryo zusammensetzen. Die solide Kugel des Eies wird, wenn wir vom Mesenchym hier absehen, in einen Embryo verwandelt, der aus dickeren und dünneren cellulären Flächen besteht, welche Hohlräume umschließen. Diese Wände nun sind in ihrer Stärke von der Kern- und Zellgröße unabhängig. Ich habe dies an einer Anzahl vergleichbarer Objekte feststellen können. Zur Illustration sei auf die in Fig. 1c und 2c wiedergegebenen optischen Schnitte durch die Scheitelwand der beiden in Fig. 1a und 1b abgebildeten gleich großen Plutei hingewiesen. Die Wandstärke ist, obgleich wir es in der einen Larve mit der doppelten Chromosomenzahl und also auch doppelten Zellgröße zu tun haben, in beiden Objekten gleich. Ebenso klar zeigt sich die Unabhängigkeit der Wandstärke von der Zellgröße an dem in Fig. 23 abgebildeten optischen Längsschnitt durch ein Stück der Wimper schnur eines dispermen Pluteus, wo die gleiche Dicke gewahrt bleibt, obgleich die Wimperschnurleiste zum Teil aus sehr großen, zum Teil aus sehr kleinen Zellen besteht<sup>1)</sup>.

Aus diesem Tatbestand folgt, daß, wenn wir eine Larvenschicht, wie das Ektoderm, von der Fläche betrachten, uns die Zelle mit dem Volumen 2 eine doppelt so große Oberfläche zukehrt wie die mit dem Volumen 1, und wenn also die Oberfläche ihres Kernes gleichfalls doppelt so groß ist wie die Kernoberfläche in der Zelle mit dem Volumen 1, so gelangen wir zu dem in unseren Flächenzeichnungen zu konstatierenden Verhältnis. Vergleichen wir dagegen in den optischen Durchschnitten, wie Figg. 1c und 2c, die Abstände der Kerne von der äußeren und inneren Zellenoberfläche, so ergibt sich, wie nach dem Gesagten selbstverständlich, eine ganz andere Proportion. Aus diesen beiden Bildern wird auch klar, daß, wenn die Chromosomenzahl noch mehr steigt, also z. B. auf das Doppelte der Normalzahl, der Kern selbst bei beträchtlicher Abplattung einen größeren

1) Die Ausnahme von dieser Regel, welche sich beim Vergleich von Figg. 18a und 19a ergibt, erklärt sich zum Teil jedenfalls daraus, daß die Larve der Fig. 19a etwas jünger ist; doch kommt hier wahrscheinlich noch ein anderes Moment in Betracht, worüber unten noch Einiges zu sagen sein wird.

Durchmesser besitzen würde, als die normale Wandstärke des Embryo an dieser Stelle beträgt. Die Embryonalwand wird in diesem Fall abnorm dick bleiben müssen, wie wir es in der diplokaryotischen Gastrula in der Tat gefunden haben. Der Konflikt, in welchen Kerngröße und Wandstärke hier geraten, dürfte allein genügen, um die stets mehr oder minder krankhafte Entwicklung der diplokaryotischen Larven zu erklären, während wir auf der anderen Seite verstehen, daß abnorm geringe Chromosomenzahl, wie bei der Merogonie, ohne Schaden vertragen wird.

Aus den in diesem Abschnitt festgestellten Tatsachen ergibt sich nun schließlich noch eine Beantwortung der interessanten Frage, wie sich unter den betrachteten verschiedenen Bedingungen die Gesamtmenge des Chromatins der Larven zur Gesamtmenge des Protoplasmas verhält. Ist die Wandstärke verschiedener Larven gleich, so enthalten solche von gleicher Größe gleich viel Protoplasma. Besitzt nun, wie wir es gefunden haben, die eine doppelt so viele Kerne als die andere, dafür aber in jedem Kern nur halb so viele Chromosomen, so ist die Gesamtmenge des Chromatins in beiden Larven die gleiche. Das Verhältnis der in dem Organismus vorhandenen gesamten Kernmenge zur gesamten Protoplasamenge ist sonach unter den verschiedenen von uns betrachteten Umständen konstant.

#### k) Der Einfluß der Protoplasamenge auf die Zellenzahl.

Wir gelangen nun zu einem Punkt, der sich den bisher so überaus einfachen und klaren Verhältnissen nicht ganz leicht einordnen läßt. Wir haben gesehen, daß bei einer Chromatinmenge von halber Normalzahl die Zellenzahl ungefähr die doppelte, daß bei doppelter Normalzahl von Chromosomen die Zellenzahl ungefähr die halbe der normalen ist. Wie verhält es sich aber nun, wenn der Kern der Ausgangszelle  $\frac{3}{4}$  der normalen Chromosomenzahl oder  $1\frac{1}{2}$  mal so viel besitzt? Die Schwierigkeit, welche diese Fälle bieten würden, ist klar. Nehmen wir an, ein normaler Keim habe mit 1000 Zellen ein bestimmtes Stadium erreicht, so besitzt derjenige mit der halben Normalzahl von Chromosomen auf dem gleichen Stadium 2000 Zellen. Der mit  $\frac{3}{4}$  Normalzahl aber müßte, wenn die gleiche Proportion gewahrt bleiben soll, aus 1500 Zellen bestehen. Aus 1000 Zellen werden 2000, indem

sich jede einmal teilt; wie aber werden aus 1000 Zellen 1500? Nur 500 dürfen sich teilen. Sie aber müßten dann ebenso zu klein sein im Verhältnis zu ihrer Kernmenge, wie die anderen zu groß bleiben.

Ich besitze nun sichere Fälle dieser Art nicht, wohl aber andere, die uns vor ganz das gleiche Problem stellen. Was wir nämlich in Bezug auf die Kernplasmarelation durch Variation der Chromatinmenge erreichen können, läßt sich ebenso durch Variation der Protoplasmamenge erzielen. Nehmen wir an, ein Eifragment von der Größe 1 müsse, um das richtige Verhältnis von Kern und Protoplasma zu erreichen, 512 Zellen<sup>1)</sup> liefern, und vergleichen wir damit ein Eifragment mit gleichem Chromatingehalt, aber von der Größe  $1\frac{1}{2}$ , so müßte dieses, wenn das bestimmte Verhältnis von Kern- und Protoplasmamenge gewahrt bleiben soll, um die Hälfte mehr Zellen besitzen. Hier erhebt sich die gleiche Frage: in welcher Weise sollen sich die Zellen, wenn sie auf 512 angelangt sind, weiterteilen, um die für jede beliebige Anfangsmenge an Protoplasma richtige Zellenzahl zu erreichen? Denn hier dürfen wir wirklich von beliebig sprechen, da sich Fragmente aller Größen, mögen sie amphikaryotisch oder hemikaryotisch sein, zu Larven entwickeln. Daß aber diese Larven wirklich unserem Gesetz: bei gleicher Chromosomenzahl gleich große Zellen, folgen und also ihren Dimensionen entsprechend alle möglichen Zellenzahlen darbieten, sei durch zwei Beispiele belegt. In Fig. 15 und 16a sind zwei (hemikaryotische) Gastrulae von *Strongylocentrotus* abgebildet, für welche schon oben konstatiert worden ist, daß sie in Kerngröße und Kerndichtigkeit, sonach also auch in der Zellgröße annähernd übereinstimmen. Die Durchmesser der beiden Larven verhalten sich ungefähr wie 7 : 9, ihre Oberflächen also, wenn wir uns die Gastrula als Kugeln denken, etwa wie 10 : 16,5. In ungefähr dem gleichen Verhältnis müßte die Zahl ihrer Zellen stehen, was sich aus der Vergleichung unserer Zeichnungen nur annäherungsweise bestimmen läßt. Denn es leuchtet ein, daß die Randpartie, in der die Kerne sich decken und bis zu der sie gezeichnet worden sind, bei der größeren Larve erheblich dicker ist als bei der kleineren, so daß bei der letzteren die äußersten der gezeichneten Kerne tiefer an den Äquator herabreichen als bei der ersteren. Immerhin stimmen die ge-

---

1) Ich wähle hier diese Zahl, welche bei gleichmäßigem Ablauf von 9 Teilungsschritten erreicht wird.

wonnenen Zahlen gut genug zu unserem Resultat; in der Zeichnung der Fig. 16a lassen sich 234, in der der Fig. 15 345 Kerne zählen, das ist annähernd das Verhältnis 1 : 1,5.

Drei andere vergleichbare Objekte von verschiedener Größe stehen uns in der normalen Gastrula der Fig. 18b und den beiden amphikaryotischen Fragmentgastrulae der Figg. 13 und 14a zur Verfügung, wobei allerdings zu bemerken ist, daß nur die beiden letzteren von gleichen Eltern stammen. Die Oberflächen dieser 3 Gastrulae verhalten sich ungefähr wie

$$1 : 1,5 : 2,8;$$

die Zellenzahlen stehen, nach den in den Zeichnungen gefundenen Kernzahlen 134, 190 und 378, ungefähr im Verhältnis

$$1 : 1,42 : 2,6.$$

Wir können also den Satz ableiten: die Zellenzahl ist *ceteris paribus* proportional der Ausgangsmenge des Protoplasmas.

Dieses Resultat haben schon MORGAN (35) und besonders DRIESCH (22, 24) festgestellt, und zwar insofern in erheblich exakterer Weise, als sie Larven verglichen haben, die aus ganzen Eiern, aus  $\frac{1}{2}$ -,  $\frac{1}{4}$ - etc. Blastomeren entstanden waren, für die ihnen also das Verhältnis der Protoplasamenge genau bekannt war. Allein die Versuche der beiden Autoren und speziell diejenigen von DRIESCH, so wertvoll sie ihrer Genauigkeit wegen auch sind, lassen uns gerade über den Punkt im Ungewissen, auf den es uns hier ankommt: das Vorhandensein der Zwischenzahlen. Denn die Protoplas mavolumina, die DRIESCH vergleicht, stehen, genau so wie die Chromatinmengen, die wir im vorigen Abschnitt verglichen haben, im Verhältnis 1 : 2 : 4, oder es stimmen wenigstens, was für unsere Frage das Gleiche besagt, und wovon unten noch zu reden sein wird, alle seine Partiallarven hinsichtlich der Zahl der Zellteilungen, die sie vom Ei an durchgemacht haben, mit den entsprechenden Bezirken der ganzen Eier völlig überein. Und somit bedeutet unsere obige Feststellung doch insofern etwas Neues, als sie beweist, daß der Satz von der Proportion zwischen Zellenzahl und Protoplas mamen ge nicht nur für die speziellen Fälle der zum Ei in jenen einfachen Verhältnissen stehenden Protoplas mavolumina, sondern allgemein gültig ist.

Die Frage nun, wie der Keim die ihm hier gestellte Aufgabe löst, läßt sich nur vermutungsweise beantworten. Das Zusammenwirken zweier Faktoren könnte das Nötige leisten, nämlich 1) das Vorkommen inäqualer Zellteilungen und

2) ein gewisser Spielraum in der Kernplasmarelation. Daß das Verhältnis zwischen Kernmenge und Protoplasamenge kein ganz starres sein kann, das scheint mir durch eine Reihe von Tatsachen bewiesen zu werden, die hier kurz betrachtet werden sollen.

In Fig. 17a und b sind in gleicher Ansicht zwei Zwerggastrulae von *Strongylocentrotus* (Versuch vom 5. Dezember 1901) abgebildet, welche beide aus  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren gezüchtet sind, von gleichen Eltern stammend und unter genau gleichen Bedingungen (im gleichen Gefäß) aufgewachsen. Man sieht sofort, daß bei der einen die Kerne zahlreicher sind und dichter liegen als bei der anderen, eine Zählung ergibt für Fig. 17a 101, für Fig. 17b nur 73 Kerne. Eine dritte ganz gleichwertige Larve, an der ich den entsprechenden Bereich abgezählt habe, ergab die Zahl 87. Da zeigt sich also eine recht beträchtliche Variabilität der Zellengröße bei gleicher Chromatinmenge, wobei freilich zu beachten ist, daß sich die Verschiedenheiten noch ausgleichen können durch weitere Teilungen in den an Zellenzahl zurückgebliebenen Objekten. Und es ist in dieser Beziehung erwähnenswert, daß in den Larven mit 87 und 73 Kernen Mitosen zu sehen sind, in der mit 101 nicht.

Allein auch andere Betrachtungen führen zu dem Schluß, daß die Kernplasmarelation innerhalb gewisser Grenzen schwanken kann. Bei der äquatorialen Furche des Seeigeleies fallen die animalen und die vegetativen Blastomeren oft gleich aus, manchmal sind die animalen, manchmal die vegetativen, und zwar in verschiedenem Maße, größer. Von den vegetativen Zellen spalten sich dann wieder die in ihrer Größe etwas variablen Mikromeren ab. Es ist undenkbar, daß die Abkömmlinge dieser verschieden großen Zellen bei der weiteren Aufteilung des Protoplasmas schließlich in der Larve alle genau gleich groß werden.

Daß nicht ein ganz festes Mengenverhältnis zwischen Chromatin und Protoplasma bestehen kann, geht wohl auch daraus hervor, daß man im Pluteus, also nach Ablauf der eigentlichen Teilungsperiode, doch auf allen Stadien vereinzelt Zellteilungen findet (vgl. H. SCHMIDT, 42). Bei Annahme einer ganz strengen Kernplasmarelation müßten diese Zellen entweder vorher zu groß gewesen sein oder jetzt zu klein werden. Und da es sich hier, wie das allgemeine Vorkommen lehrt, um etwas völlig Normales handelt, werden wir uns das Verhältnis so vorzustellen haben, daß es in der Kernplasmarelation ein Optimum gibt, dem die Zelle zustrebt. Ist sie diesem Optimum ungeteilt näher, als wenn

sie sich teilen würde, so beharrt sie in ihrem Zustand, im anderen Fall teilt sie sich. Dabei aber muß es Grenzfälle geben, in denen der erstere Zustand dem Optimum ebenso nahekommt, wie der letztere. Und diese Fälle mögen dann unter Umständen zu solchen verspäteten Teilungen führen.

Der zweite Faktor, der zur Erklärung der nicht in dem einfachen Verhältnis 1:2:4 stehenden Zellenzahlen in Betracht kommen könnte, wäre, wie oben erwähnt, das Vorkommen inäqualer Zellteilungen. Studiert man die gerade in Durchschnürung begriffenen oder soeben geteilten Zellen einer Echinidenblastula oder -gastrula, so findet man nicht wenige Fälle, in denen die optischen Durchschnitte der beiden Schwesterzellen in ihrer Größe erheblich verschieden sind. Es läßt sich dies aus der verschiedenen Art, wie die beiden Zellen trotz ihres Abrundungsbestrebens zwischen die Nachbarzellen eingekeilt sind, leicht verstehen. Nun ist es freilich möglich, daß diejenigen Dimensionen der beiden Zellen, die man nicht sieht, sich so zueinander verhalten, daß die Volumina gleich sind; allein wahrscheinlich ist dies nicht.

Daß schon bei der dritten Furche des Echinideneies inäquale Teilungen vorkommen, ist oben erwähnt worden, das Extrem bildet die Teilung, durch welche die Mikromeren entstehen. Da die Kerne identisch sind, müssen durch solche inäquale Protoplastenteilung Zellen mit verschiedenem Mengenverhältnis dieser beiden Bestandteile entstehen, und es wird der Fall eintreten, daß die kleinere Tochterzelle bereits das Optimum der Kernplasma-relation erreicht hat, während die andere sich noch einmal zu teilen hat.

Ein Beispiel möge dies näher erläutern. Wir wollen von 2 Eiern ausgehen, welche, bei gleicher Kernmenge, die im Verhältnis 2:3 stehenden Protoplastavolumina 256 und 384 besitzen, und wir wollen annehmen, daß das Optimum der Kernplasma-relation in den Larvenzellen bei dem Zellvolumen 4 erreicht sei. Nehmen wir weiter schematisch an, die Teilungen seien bis zur vorletzten alle völlig äqual verlaufen, so sind die Volumina der successiven Zellgenerationen in dem kleineren Keim

256, 128, 64, 32, 16, 8,

in dem größeren

384, 192, 96, 48, 24, 12.

Wir wollen nun annehmen, daß sich in unserem zweiten Keim eine Zelle vom Volumen 12 inäqual teile, so daß die Volumina



der Tochterzellen 7 und 5 seien. Dann würden sich die Durchmesser dieser beiden Zellen wie 19 : 17 verhalten, eine Ungleichheit, die über das, was an den optischen Schnitten sich teilender Larvenzellen beobachtet wird, sicher nicht hinausgeht. Die Zelle mit dem Volumen 5 würde sich, als dem Optimum möglichst nahe, nicht mehr teilen, die Zelle mit dem Volumen 7 würde 2 Zellen mit dem Volumen 3,5 liefern. Wir hätten also an Stelle der 2 Zellen mit dem Volumen 4 des ersten Keimes 3 mit den Volumina 5, 3,5, 3,5 im zweiten, und dies auf die ganzen Keime übertragen, würde ergeben, daß die Zellenzahlen der Larven der Protoplasmamenge der Ausgangszellen proportional wären. Natürlich würde eine inäquale Teilung in irgend einer früheren Zellgeneration den gleichen Effekt haben können.

Was wir im Vorstehenden ganz schematisch ausgemalt haben, wird sich nun in der Natur in sehr variabler Weise vollziehen. Auch bei jenem Keim, der bei exaktem Ablauf aller Teilungen für alle seine Zellen das Volumen 4 erreichen könnte, werden inäquale Teilungen und damit Abweichungen vom Optimum der Relation vorkommen. Oft wird die Tendenz nach dem Optimum verlangen, daß für 2 Zellen im kleineren Keim auch im größeren nur 2 anstatt 3 vorhanden sind. Dafür werden es an anderer Stelle 4 sein. Und so wird bei größeren Zahlen, wie sie uns hier beschäftigen, doch immer ungefähr eine der Protoplasmamenge proportionale Gesamtzahl von Zellen auftreten müssen. Daß aber diese Proportionalität wirklich nur eine ungefähre ist, dürfte aus den oben angeführten Zahlen zu schließen sein.

Was nun an unserem Beispiel für das Mengenverhältnis 2 : 3 erläutert worden ist, läßt sich leicht auf alle anderen Fälle anwenden, was nicht weiter ausgeführt zu werden braucht.

Ob die betrachteten Momente zur Erklärung des Sachverhaltes ausreichen, muß fraglich bleiben; es wären noch andere Einrichtungen denkbar, welche in gleicher Richtung regulatorisch wirken könnten, freilich wohl keine von solcher Einfachheit. Wie dem aber auch sein mag, das Wichtige, worin das Ergebnis dieses Abschnittes mit dem des vorigen übereinstimmt, ist die Konstatierung jenes überraschend gesetzmäßigen Verhältnisses zwischen Kern- und Zellgröße unter den verschiedensten Bedingungen.

Ueberblickt man alle Umstände, die wir bei dieser Regulationsfähigkeit der Echinidenlarven kennen gelernt haben, so wird man zu der Ueberzeugung kommen, daß die Keime, die ihre Entwicklung mit mehr oder weniger als der normalen Kernmenge

oder mit abnormer Protoplasmamenge durchzuführen haben, nicht vor eine wirklich neue Aufgabe gestellt sind. Die Zahl der Zellteilungen bis zu einem bestimmten Larvenstadium ist, wie schon die normalen Produkte bei stark abgeändertem Furchungstypus beweisen, keine für die einzelnen Zellenfolgen im voraus fixierte; die Zellen teilen sich eben so lang, bis das richtige Verhältnis von Protoplasma und Kern, so gut als es unter den gegebenen Umständen möglich ist, erreicht ist. Dieser celluläre Mechanismus ist ein so universeller, daß die Aufgabe innerhalb gewisser Grenzen für jede gegebene Kombination von Chromatinmenge und Protoplasmamenge ohne Beanspruchung sekundärer Regulationseinrichtungen gelöst werden kann.

---

Es mag schließlich noch darauf hingewiesen werden, daß wir in den besprochenen Tatsachen ein inneres, Zellteilung bewirkendes Moment kennen gelernt haben, nämlich das Mißverhältnis zwischen Kern- und Protoplasmmenge. In unsere Unwissenheit über die Ursachen, welche eine Zelle zur Teilung veranlassen, bringt diese Feststellung wenigstens einen kleinen Schimmer von Licht. Wenn uns auch für manche Fälle bekannt ist, unter welchen äußeren Umständen Zellteilung eintritt, ja wenn wir selbst durch bestimmte Eingriffe im Stande sind, Zellen mit Sicherheit zur Teilung zu veranlassen, so wüßte ich doch bisher keinen Fall, für den exakt bekannt wäre, was dabei im Zellen-gleichgewicht verändert wird, um die Teilungsvorgänge zu veranlassen.

#### 1) Bemerkungen über die Zellenform der Echinidenlarven.

Schon oben (p. 493) hatte ich auf die Tatsache aufmerksam zu machen, daß die Wände von gleichalterigen und gleich großen Larven oder Larvenbezirken die nämliche Dicke besitzen, mögen sie aus großen oder kleinen Zellen zusammengesetzt sein. Die Figg. 1c und 2c, Fig. 23 und der Darm in Fig. 22b<sup>1)</sup> illustrieren diesen Sachverhalt. Für die dünnwandigen Larventeile, in denen die Kerne in einer Schicht liegen, ist es sicher, für die dickwandigen, wie die Wimperschnur, nach allen sonstigen Erfahrungen nicht zu bezweifeln, daß jede Zelle die ganze Dicke des Epithels

---

1) Im Ektoderm dieser Larve finden wir sogar den kleinzelligen Bereich dicker.

durchsetzt. Daraus leitet sich der Satz ab, daß die geometrische Form homologer Zellen je nach dem Chromatingehalt und der davon abhängigen Zellgröße eine verschiedene ist. In der Richtung der Zellenachse haben die Zellen gleiches Maß, die transversalen Durchmesser dagegen sind je nach der Zellgröße variabel<sup>1)</sup>.

Auch dieser Befund erscheint bei genauerer Betrachtung nur als eine Erweiterung dessen, was wir in den normalen Objekten vorfinden. Der axiale Durchmesser, welcher die Wandstärke der Larve bestimmt, ist bei gleichwertigen Zellen der gleiche, die transversalen Zelldimensionen sind in einer und derselben Zelle äußerst variabel, wie man sich an dem unregelmäßigen Netz der Zellgrenzen an Silberpräparaten leicht überzeugen kann. Es erscheint daher nur konsequent, daß bei Verkleinerung oder Vergrößerung der Zelle diese Volumänderung durch Veränderung der schon normalerweise variablen Zelldurchmesser geschieht. Das Zweckmäßige dieser Einrichtung ist klar; sie sichert den Keimen unter verschiedenen Bedingungen die normalen Proportionen.

Tatsachen der betrachteten Art führen leicht zu der Auffassung der Zelle als eines bloßen Bausteines. Die Form und Stärke der Larvenwände erscheint als das Feste, durch etwas den Zellen Uebergeordnetes Bestimmte, und diesen gleichsam vorgezeichneten Raum füllen die Zellen aus, mögen sie groß oder klein sein. Genauere Analyse scheint mir jedoch eine solche Betrachtungsweise keineswegs zu fordern. Neben dem verwirklichten Zustand, daß bei verschiedenem Zellvolumen die Achse konstant, die übrigen Durchmesser variabel sind, wäre noch der zweite denkbar, daß die Zellen in allen Dimensionen proportional vergrößert oder verkleinert, also den typischen geometrisch ähnlich wären. Bei gleicher Ausgangsmenge von Protoplasma müßte dann im Fall der Hemikaryose die Larve entsprechend dünnwandiger und größer ausfallen als die amphikaryotische. Man würde, wenn diese Möglichkeit realisiert wäre, vielleicht geneigt sein, den Zellen eine aktivere Rolle bei der Gestaltung des Embryonalkörpers zuzuerkennen. Ob aber mit Recht, scheint mir zweifelhaft zu sein. Denn so gut wir den Zellen eine solche Struktur zuschreiben können, daß ihnen durch dieselbe bei verschiedener Größe die gleiche Form vorgeschrieben wäre, können wir uns ihre proto-

---

1) Die „Regel von der fixen Zellform“, die DRIESCH (24, p. 399) für verschieden große Larven realisiert gefunden hat, gilt also nur bei identischer Chromatinmenge.

plasmatischen Bedingungen auch so denken, daß sie eine bestimmte Achsenlänge, unabhängig von ihrer Größe, gewinnen müssen. Aber freilich bleibt, auch wenn dies zutreffen sollte, in diesem Feld fast alles im Dunkeln.

m) Die Versuche von GERASSIMOW. Ueber das Verhältnis von Protoplasmawachstum und Kernwachstum.

Schon bevor ich die Hauptresultate der oben beschriebenen Versuche mitgeteilt hatte (15), war eine Veröffentlichung von GERASSIMOW erschienen (26)<sup>1)</sup>, deren Ergebnisse zu den meinigen eine wichtige Ergänzung bilden. Es ist GERASSIMOW gelungen, Zellen von Spirogyra während ihrer Teilung so zu beeinflussen, daß die ganze Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangte, die andere kernlos blieb. Es ist dies der gleiche, wenn auch nach der Natur der Objekte in seiner Wirkung verschiedene abnorme Vorgang, den ich früher für Seeigeleier beschrieben hatte (11), und wir werden uns das von GERASSIMOW nicht genauer verfolgte Schicksal des Chromatins in gleicher Weise zu denken haben, wie es für jenen Fall von Echinus durch M. BOVERI (2) festgestellt worden ist; nämlich so, daß sich die Chromosomen in ihre Tochterchromosomen spalten und diese alle in die eine Tochterzelle gelangen, deren Kern also mit der doppelten Elementzahl das Doppelte der normalen Chromatinmenge besitzt. Die abnorm große Kernmenge bewirkt nun bei Spirogyra, daß diese Tochterzelle sich nicht mit dem typischen Heranwachsen auf die Größe der Mutterzelle begnügt, sondern ein beträchtlich größeres Volumen erreicht, ehe sie wieder zur Teilung schreitet.

Wir treffen hier also genau die gleiche Erscheinung wie bei meinen Versuchen: Ist das normale Mengenverhältnis von Kern und Protoplasma in einer Zelle gestört, so tritt ein Prozeß ein, der dasselbe auf die normale Proportion bringt. Hier wie dort zeigt sich die Chromatinmenge der Zelle als die feste unveränderliche Größe, der sich das Protoplasma in seiner Menge anzu-  
passen hat.

---

1) Die Resultate GERASSIMOWS waren mir damals unbekannt; ich lernte sie erst aus seiner kurz nach meinem Aufsatz erschienenen zweiten Abhandlung (27) kennen. Eine dritte, kürzlich veröffentlichte (28) erweitert seine Befunde auch auf Zellen mit abnorm geringer Kernmenge. Auch diese Ergebnisse harmonieren, wie GERASSIMOW selbst schon erwähnt hat, aufs beste mit den meinigen.

Soweit es sich hierbei um den Kern handelt, sind die in Betracht kommenden Tatsachen schon im Abschnitt g) ausführlich analysiert worden. Es sei daher hier nur betont, daß in den beiderlei Fällen, so verschieden sie im Uebrigen auch sind, das Mißverhältnis nicht dadurch ausgeglichen wird, daß der Kern, wo er zu klein ist, größer wird, oder wo er zu groß ist, im Wachstum zurückbleibt, sondern überall finden wir, daß der Zellkörper die der abnormen Kerngröße entsprechende Größe annimmt, im einen Fall durch abnormes Wachstum, im anderen (Hemikaryose der Echiniden) durch Teilung ohne darauf folgendes Wachstum.

Es steht mit dem eben Gesagten natürlich nicht im Widerspruch, daß bei den Echiniden im Fall der Hemikaryose das Mißverhältnis in letzter Instanz durch Chromatinvermehrung ausgeglichen wird. Denn das Wesentliche in der obigen Betrachtung ist eben, daß nicht in einem bestimmten Zellenindividuum die zu geringe Chromatinmenge durch Wachstum auf das zur Erreichung der Kernplasmarelation nötige Maß gebracht werden kann.

Das Chromatin zeigt sich in dieser Beziehung als unregulierbar und, im Fall der Verminderung, unregenerierbar, das Protoplasma dagegen bietet die nötige Regulationsfähigkeit in vollstem Maße dar. Bis zu einem gewissen Grad läßt sich dieser Gegensatz noch schärfer präzisieren. Die Unregulierbarkeit der Chromatinmenge liegt nach den Erörterungen im Abschnitt g) darin, daß das Chromatin aus einer festen Zahl von Individuen besteht, welche uns als Tochterchromosomen in ihrem Jugendzustand, als Mutterchromosomen in ihrem ausgewachsenen und nicht überschreitbaren Zustand bekannt sind. Alles über den ausgewachsenen Chromosomenzustand hinausgehende Chromatinwachstum ist sonach an die Vermehrung dieser Chromatinindividuen gebunden, und da diese Vermehrung ungemein fest mit der Verteilung der Tochterchromosomen auf 2 Zellen verknüpft ist, ist ein regulatorisches Wachstum des Chromatins in einer gegebenen Zelle — ohne das Eingreifen einer nicht zur Teilung führenden, also abnormen Mitose — unmöglich. Vergleichen wir damit das Protoplasma, so ist das, was wir sagen können, freilich nur negativer Natur. Wir wissen nichts von Elementarindividuen, welche dem Protoplasmakörper zu Grunde liegen könnten; fehlen sie, so ist das Protoplasmawachstum überhaupt ein ganz anderer Vorgang als das Kernwachstum. Sollten sie aber, für unsere Mittel unerkennbar,

doch vorhanden und das Protoplasmawachstum ebenso an ihre Vermehrung gebunden sein, wie das Chromatinwachstum an die Vermehrung der Chromosomen, so würde die von GERASSIMOW festgestellte Regulierbarkeit der Zellgröße durch abnormes Wachstum wenigstens die eine Aussage gestatten, daß die Vermehrung dieser Protoplasmaelemente nicht mit der Zellteilung zu einem einheitlichen Prozeß verknüpft ist, wie die der Chromosomen, sondern sich unabhängig davon vollzieht.

Worauf hier weiterhin aufmerksam gemacht werden darf, das ist die Beleuchtung, in welche durch die beiderlei Versuche die normalen Prozesse treten, an die sie sich anschließen. Wenn wir sehen, daß die Unterlassung oder Einschaltung eines Teilungsschrittes in der Entwicklung der Echiniden davon abhängt, ob je nach der Menge des vorhandenen Chromatins die Kernplasma-relation in einer früheren oder späteren Zellgeneration erreicht ist, wenn wir also das Mißverhältnis zwischen Kern und Protoplasma als die Ursache der Zellteilung bezeichnen dürfen, so erscheint uns überhaupt der ganze rapide Zellteilungsprozeß der Furchung durch das Streben nach der Kernplasmarelation hervorgerufen. Im Ei finden wir ein ungeheures Mißverhältnis; die Kernmenge ist im Vergleich zu der des Protoplasmas viel zu klein. Indem die Zellvermehrung des Furchungsprozesses das Eigentümliche hat, daß zwar die Kernsubstanz durch das nach jeder mitotischen Halbierung eintretende Heranwachsen sich mit jedem Teilungsschritt verdoppelt, die Zellsubstanz dagegen im Ganzen nicht nur nicht wächst, sondern sogar durch das auf seine Kosten wachsende Chromatin sich vermindert, wird das Mißverhältnis bei jedem Teilungsschritt kleiner<sup>1)</sup>.

Nach diesem Ergebnis muß also schon dem unbefruchteten Ei eine sehr starke Tendenz zur Teilung, d. i. zu parthenogenetischer Entwicklung innewohnen, und wenn diese spontane Teilung typischerweise nicht erfolgt, so muß dies wohl an einer Hemmung in dem Teilungsapparat liegen, eine Auffassung, zu der ich ja bereits vor Jahren (4, 9) auf einem ganz anderen Weg, nämlich durch die Analyse der normalen und pathologischen Befruchtungsvorgänge gelangt bin.

---

1) Auf diese Bedeutung des Furchungsprozesses habe ich bereits 1892 (9, p. 468) hingewiesen; seither haben MORGAN (35), DRIESCH (22) und R. HERTWIG (32) sich eingehender mit dieser Frage beschäftigt.

In ganz ähnlicher Weise läßt sich die Abnormität bei Spirogyra auf normale Verhältnisse beziehen. Erscheint das abnorme Protoplasmawachstum bei abnormer Vergrößerung des Kernes als ein Streben nach Herstellung der Kernplasmarelation, so erklärt sich das normale Heranwachsen einer jeden Tochterzelle in der gleichen Weise. Ist nämlich in der typischen ausgewachsenen Zelle das richtige Verhältnis zwischen beiden Teilen annähernd vorhanden gewesen <sup>1)</sup>, so wird dasselbe nach der Teilung, wo Kern und Protoplasma sich halbieren, zunächst auch in der Tochterzelle bestehen. Allein nun wächst das Chromatin der Tochterzelle wieder zur Menge der Mutterzelle heran, die Relation ist gestört und muß sich durch entsprechendes Wachstum des Protoplasmas wiederherstellen. So erscheint uns also auch bei dem normalen Heranwachsen der Zellen nach vollzogener Teilung die Kernsubstanz als das führende Element.

**n) Verwandte Erfahrungen. Der Satz von der fixen Zellgröße.**

Die Botaniker SACHS (41) und STRASBURGER (46) haben sich zuerst die Frage vorgelegt, ob verschieden große Organe des gleichen Baues bei einem und demselben Pflanzenindividuum Zellen in gleicher Zahl, aber verschiedener Größe enthalten, oder ob die Zellengröße fest ist und die Zellenzahl verschieden. Die Untersuchung ergab, daß das letztere zutrifft <sup>2)</sup>.

Für tierische Objekte hat, soweit ich sehe, zuerst DRIESCH (22) etwas Entsprechendes festgestellt, indem er aus Asterias-Eiern von verschiedener Größe Larven aufzog und die Zahl der Darmzellen ermittelte. Diese Zahl war ungefähr proportional dem Eivolumen, woraus also auch hier annähernd gleiche Zellgröße für verschieden große Organe folgt. Eine weitere Bestätigung dieses Satzes lieferte C. RABL (40) durch Vergleichung homologer Organe bei verwandten, aber verschieden großen Species; auch hier fand sich die Zellgröße konstant, die Zellenzahl nach der Organgröße wechselnd. Ein gleiches Resultat für eine und dieselbe Species, nämlich für den Menschen, ergab sich schließlich mir selbst durch

---

1) GERASSIMOW (27) hält es für wahrscheinlich, daß die Zellteilung dadurch veranlaßt wird, daß die Masse des Protoplasmas stärker wächst als die Kernmasse und daß dadurch das richtige Verhältnis gestört wird. Diese Annahme enthält keinen Widerspruch gegen das oben Geäußerte.

2) Vgl. auch E. AMELUNG (1).

Vergleichung der Zellgröße von Riesen und Zwergen mit der von normal großen Individuen. Wie schon bei anderer Gelegenheit (18) mitgeteilt, habe ich die Größe und Zahl der Knochenkörperchen eines Phalangendurchschnittes des von LANGER beschriebenen „Grenadiers“ (Skeletthöhe 208,7 cm), sowie abgeschabtes Epithel der Zungenschleimhaut des 238 cm hohen Riesen Feodor Machnow mit den entsprechenden Verhältnissen normal großer Individuen vergleichen können. Seither bot sich mir Gelegenheit, auch Zungenepithel des etwa 21-jährigen, 87 cm hohen Zwerges Smaun Sing Hpoo zu prüfen. Die Größe dieser Zellen beim Riesen- und Zwergwuchs stimmt mit denen von Individuen normaler Größe völlig überein. Die verschiedene Größe der Individuen beruht also auch hier auf verschiedener Zellenzahl.

Von großer Bedeutung für die kausale Analyse des hier vorliegenden Problems ist nun gerade unser Objekt, der Echinidenkeim, gewesen, an dem, schon vor den letztgenannten Untersuchungen von RABL und mir, MORGAN und DRIESCH zu wichtigen experimentellen Ergebnissen gelangt waren, von denen schon oben kurz die Rede war. Schon 1895 hat MORGAN (35) die Zellenzahl von Larven aus isolierten Blastomeren, aus Bruchstücken der Blastulawand, sowie aus Eifragmenten festzustellen gesucht. Er ist hierbei zu dem Resultat gelangt, daß die Zellenzahl der Larven aus isolierten Blastomeren ungefähr der Größe dieser Blastomeren proportional ist, daß Larven aus Eifragmenten im Durchschnitt um so weniger Zellen aufweisen, je kleiner sie sind. Er formulierte bereits den Satz, daß die bestimmte Zellgröße es sei, welche, wenn erreicht, der Teilung ein Ende setze, sowie den weiteren, daß die Grenze der Teilbarkeit jeder Zelle durch das Verhältnis von Kern und Protoplasma — also die Kernplasmarelation — bestimmt sei.

Hat sonach MORGAN unzweifelhaft das Verdienst, die Wichtigkeit, die den Zerstückelungsversuchen an Echinidenkeimen für unsere Fragen zukommt, zuerst klar und in ihrer ganzen Tragweite erkannt zu haben, so ist von der Sicherheit seiner tatsächlichen Ermittlungen bei jenen ersten Versuchen nicht etwas gleich Vorteilhaftes zu sagen. Ja, man wird DRIESCH (22) beistimmen müssen, wenn er nach eingehender Analyse der MORGANSchen Resultate sich darüber wundert, wie aus den von dem Autor ermittelten Daten die Schlüsse, die wir in den Zusammenfassungen finden, konnten gezogen werden.

DRIESCH hat nun das Problem selbst in Angriff genommen



(22) und dabei vor allem einen der schwächsten Punkte der MORGANSchen Untersuchungen glücklich überwunden: den Mangel einer sicheren Bestimmung der verglichenen Stadien. DRIESCH benützte bei seinen Vergleichen vor allem das primäre Mesenchym, weil hier nicht nur die Zählung sehr leicht und sicher auszuführen ist, sondern auch die Aequivalenz der einzelnen Keime keinem Zweifel unterliegen kann. Ueberdies war DRIESCH bei seiner neueren Behandlung des Problems (24) in der Lage, die HERBSTSche Methode der Blastomeren-Isolation zu benutzen und auf diese Weise tadellose Blastomeren aller Generationen in Fülle zu gewinnen. Seine Resultate bei der Mesenchymzellen-Zählung (und auch bei einer Vergleichung der Zellenzahl des Urdarmes einer  $\frac{1}{4}$ -Gastrula mit der einer normalen) lieferten nun eine volle Bestätigung der allgemeinen MORGANSchen Sätze: die Larve aus einer  $\frac{1}{2}$ -Blastomere besitzt nur ungefähr die Hälfte, die aus einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere den vierten Teil, die  $\frac{1}{8}$ -Larve  $\frac{1}{8}$  etc. der Zellen einer gleich weit entwickelten Normallarve, die aus 2 Eiern gebildete Einheitslarve die doppelte Zahl (23), woraus unmittelbar folgt, daß alle diese in ihrer Größe so sehr verschiedenen Objekte trotz typischer Bildung und geometrischer Proportionalität Zellen von ungefähr gleicher Größe besitzen.

Diese Erfahrung hat DRIESCH als die Regel von der fixen Größe spezifischer Organzellen formuliert <sup>1)</sup>.

Sollte dieser Satz nichts anderes sein, als ein kurzer Ausdruck für einen in einer Reihe von Fällen beobachteten Sachverhalt, so wäre nichts gegen ihn zu erinnern. Nachdem aber der Sinn, den DRIESCH ihm beilegt, der ist, daß die fixe Größe eine konstitutionelle Eigenschaft der Organzellen und nicht etwa nur nebensächliche Folge einer anderen Gesetzlichkeit sei, ist es nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß die Erfahrungen, auf welche sich DRIESCH allein gestützt hat, zu einer solchen Aussage nicht berechtigen. Für alle von ihm geprüften Objekte ist es nämlich charakteristisch, daß die Zellen, die er in Parallele stellt, vom Ei her gerechnet, die gleiche Zahl von Zellteilungen hinter sich haben, wie diejenigen einer Normallarve des gleichen Stadiums. Die Zellen der  $\frac{1}{2}$ -Larve mit der Hälfte, die der  $\frac{1}{4}$ -

---

1) Ueber die von MORGAN, HERLITZKA und DRIESCH stammenden übereinstimmenden Erfahrungen an den Partiallarven anderer Organismen siehe bei DRIESCH (22). Auch hat MORGAN neuerdings nochmals Zählungen für Echinidenkeime mitgeteilt (37, 38), die mit denen von DRIESCH aufs beste übereinstimmen.

Larve mit dem Viertel der normalen Zellenzahl gehören unter sich und mit der Normallarve verglichen, der nämlichen Zellengeneration an, und das Gleiche gilt für diejenigen der  $\frac{2}{1}$ -Larven mit der doppelten Zellenzahl. Und wenn auch in der vegetativen  $\frac{1}{8}$ -Larve vielleicht gewisse Zellen des Urdarmes, die sonst aus den Mesomeren hervorgehen, von den Mikromeren abstammen und damit einer früheren Zellengeneration angehören, als die normalen Entoblastzellen, so haben sie doch, rein als Larvenzellen betrachtet, die typische Zahl von Teilungsschritten hinter sich.

Außer dem von DRIESCH gezogenen Schluß ist also zunächst noch der zweite möglich: die Zellen müssen, um die für ein bestimmtes Larvenstadium nötigen Eigenschaften zu gewinnen, entsprechend der Eiregion, aus der sie stammen, eine bestimmte Zahl von Teilungen durchmachen. Ist die bestimmte Zellengeneration erreicht, so ist damit auch die Fähigkeit zur Bildung des bestimmten Larvenzustandes gegeben. An die Stelle des Satzes von der „fixen Zellgröße“ hätte der von der „fixierten Zahl der Teilungsschritte“ zu treten. Die fixe Zellgröße wäre nur eine gleichgültige Folge dieses Gesetzes. Daß aber diese Alternative in Erwägung zu ziehen ist, dafür genügt der Hinweis auf streng fixierte Zellengenerationsfolgen mit successiver Eigenschaftsänderung, wie sie in der Oo- und Spermatogenese vorliegen.

Wenn aber auch durch die Versuche von DRIESCH die von ihm vertretene Auffassung nicht bewiesen ist, richtig ist sie allerdings. Es läßt sich an Echinidenkeimen streng experimentell die zweite Möglichkeit ausschließen, womit nur die erstere übrig bleibt. Das einfachste Verfahren zu diesem Behuf ist dieses, daß man anstatt Larven aus Blastomeren verschiedener Generation solche aus verschieden großen Eifragmenten vergleicht.

Alle Eifragmente stimmen darin untereinander und mit dem ganzen Ei überein, daß sie nach der gleichen Zahl von Teilungsschritten die gleiche Zellenzahl besitzen. Wäre also die Zahl der Teilungsschritte das Maßgebende, so müßten alle Fragmentlarven<sup>1)</sup> gleiche Zellenzahl, aber je nach der verschiedenen Größe des Fragments verschieden große Zellen besitzen. Zeigen sie dagegen identische Zellgröße und also je nach ihrer Größe verschiedene

---

1) Natürlich dürfen bei dieser Vergleichung nur entweder Larven aus kernhaltigen oder nur solche aus kernlosen Fragmenten miteinander verglichen werden.

Zellenzahl, so ist damit bewiesen, daß es nicht auf eine bestimmte Zahl von Teilungen, sondern auf Erreichung einer bestimmten Zellgröße ankommt.

Schon bei MORGAN (35, 37), der das ganze Problem sehr klar durchgedacht hat, findet sich diese Ueberlegung, und dieser Forscher hat sich auch bereits 1895 auf Grund seiner Beobachtungen für die zweite Möglichkeit entschieden. Er ist neuerdings (38) nochmals auf die Frage zurückgekommen, mit ganz dem gleichen Resultat.

Ich selbst hatte bei meinen verschiedenen Experimenten reichlich Gelegenheit, einwandsfreie Objekte der postulierten Art zu vergleichen. Hierüber sind bereits oben zu anderem Zweck einige Daten mitgeteilt worden. Ueberall zeigt sich, daß Gastrulae und Plutei aus verschiedenen großen Fragmenten auf gleicher Fläche annähernd gleich viele Kerne und also auch gleich viele Zellen besitzen, sonach je nach der verschiedenen Größe der Larve in verschiedener Zahl. Zur Illustration sei nochmals auf die amphikaryotischen Gastrulae der Figg. 13, 14a, 18b, auf die hemikaryotischen der Figg. 15 und 16a hingewiesen. Beschäftigen wir uns zunächst mit den beiden letzteren, so zeigt, wie oben erwähnt, die Skizze der kleineren Larve auf einer mittleren Fläche von 4 qcm 115 Kerne, die der größeren auf gleichem Bereich 104 Kerne, also nahezu die gleiche Dichtigkeit und somit ungefähr identische Zellgröße. Dagegen ist die Gesamtzahl der auf der oberen Hemisphäre des Ektoderms sichtbaren Kerne in der kleinen Larve 234, in der großen 345. Die drei amphigonischen Gastrulae bieten auf entsprechendem Bereich die Kernzahlen 134, 190, 378 dar.

Wir haben hier also den klarsten Beweis, daß, wie schon MORGAN es formuliert hat, nicht eine vorausbestimmte Zahl von Zellteilungen stattfinden muß, sondern daß es eine bestimmte Zellgröße ist, die erreicht werden soll und unter die der Keim nicht herabgeht<sup>1)</sup>.

1) Man könnte denken, daß schon der Vergleich der merogonischen mit der amphigonischen Larve gleicher Größe oder Vergleichung der Monasterlarve mit der normalen Larve erlaube, den Satz der fixierten Teilungsschritte auszuschließen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Denn wenn auch die Zellen der merogonischen Larve einen Teilungsschritt mehr hinter sich haben als die der amphigonischen, so wäre es eben sehr wohl denkbar, daß zwar eine bestimmte Mindestzahl von Teilungen durchgemacht sein muß, um die Befähigung zu einem bestimmten Stadium herzustellen, daß es aber dann ohne Schädigung auch mehr sein dürfen. Und was die

Nach diesem Befund möchte man erwarten, daß es gleichgültig sein müsse, ob man eine Larve aus einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere oder aus einem ebenso großen, normal befruchteten, kernhaltigen Fragment züchte. Sie sollten in Zahl und Größe der Zellen identisch sein. Allein schon MORGAN (35) hat gefunden, daß Eibruchstücke relativ mehr Zellen produzieren, als ihrem Volumen entsprechen würde, und ein Versuch, den ich selbst zur Prüfung dieser Frage angestellt habe, bestätigt diesen Befund. Einzelne Ergebnisse dieses Experiments sind zu anderen Zwecken schon oben verwertet worden; der ganze Versuch (vom 5. Dezember 1901) enthält Folgendes.

Von den Eiern eines *Strongylocentrotus*-Weibchens wurde ein Teil zu Fragmenten zerschüttelt. Dieses Material wurde im Ganzen befruchtet und in 3 Gefäßen seiner Entwicklung überlassen. Der andere Teil des Eimaterials wurde direkt befruchtet, sodann wurde durch Schütteln die Dotterhaut entfernt, und eine Anzahl dieser Objekte wurden durch Anwendung kalkfreien Wassers auf dem Vierzellenstadium in ihre 4 Blastomeren zerlegt. 120 solche isolierte  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren wurden gemeinsam in einem Schälchen gezüchtet. Es mag nebenbei erwähnt sein, daß sie, den DRIESCHSchen Feststellungen entsprechend, typische  $\frac{1}{4}$ -Furchung darboten. Die Befruchtung der zweiten Portion, aus der die  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren isoliert wurden, war eine halbe Stunde früher vorgenommen worden als die der Fragmente. Die Keime aus den Blastomeren sind also, auf den Moment der Befruchtung berechnet, etwas älter.

Nach 48 Stunden hatten sowohl die Blastomerenkeime, wie die aus den kleineren Fragmenten entstandenen Larven das Stadium der fertigen Gastrula mit sekundärem Mesenchym erreicht und wurden nun gleichzeitig abgetötet. Schon oben (p. 458) ist darüber berichtet worden, daß die Zwerggastrulae des Schüttelmaterials in zwei Typen vorkommen, einem großkernigen und einem

---

Monasterlarve anlangt, so haben ihre Zellen, wenn ein bestimmtes Stadium erreicht ist, zwar eine Teilung weniger durchgemacht, als die des normalen Keimes, aber ebenso viele karyokinetische Cyklen und Chromosomenspaltungen, und es ist ja bei jener Annahme von vornherein das zu Erwartende, daß nur die bestimmte Succession mitotischer Prozesse, nicht aber die Zahl der Protoplasmadurchschnürungen das Wesentliche ist, wofür wir übrigens in einigen Fällen, wo sich wirkliche Eigenschaftsänderungen an Zellteilung geknüpft finden, wie in der Furchung des Echiniden-Eies (vgl. das auf p. 461 Gesagte) oder in der Reifung des Eies von *Ascaris* (vgl. 3, 8), die schönsten Belege finden.

kleinkernigen, von denen ohne Zweifel der eine auf die kernhaltigen, der andere auf die kernlosen Fragmente zurückzuführen ist. Es ist nach unseren Feststellungen klar, daß für den Vergleich mit den Blastomeregastrulae nur die amphikaryotischen Fragmentgastrulae in Betracht kommen, die mit ihnen in der Chromosomenzahl übereinstimmen. Es wurden also aus den großkernigen Zwerggastrulae des Schüttelmaterials solche herausgesucht, welche den gleichen Durchmesser aufweisen wie die Gastrulae der  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren. Zwei dieser letzteren sind in Fig. 17a und b abgebildet. Ihnen entspricht in der Größe mit genügender Genauigkeit die Fragmentgastrula der Fig. 14a. Man sieht sofort, daß die letztere mehr und etwas kleinere Kerne besitzt als die beiden anderen, die unter sich wieder verschieden sind. Die Zählung der in der Zeichnung wiedergegebenen Kerne der oberen Ektodermhälfte ergibt für die Fragmentgastrula 134, für die beiden Blastomeregastrulae 101 und 73. Zunächst ist, wovon schon oben gelegentlich der Kernplasmarelation die Rede war, die große Differenz in diesen letzteren Zahlen auffallend, sie dokumentiert eine Ungleichheit in der Entwicklung der isolierten Blastomeren, die unter den Fragmentlarven nach meinen Erfahrungen nicht vorkommt. Für unsere Frage aber interessiert uns nur die Tatsache, daß alle isolierten  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren das Stadium der fertigen Gastrula mit einer geringeren Zellenzahl erreicht haben als die gleich großen amphikaryotischen Fragmente. Ich möchte auf diesen einen Versuch keine zu festen Schlüsse bauen. Eines zeigt er ja zum Ueberfluß noch einmal, daß der Satz der fixierten Teilungsschritte, der bereits völlig exakt durch die Vergleichung verschieden großer Fragmente widerlegt ist, nicht richtig sein kann; denn danach müßte die Fragmentgastrula 4mal so viele Zellen enthalten wie die gleich große aus einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere. Immerhin scheint es, als ob die zwei Teilungsschritte, welche die  $\frac{1}{4}$ -Blastomere bereits hinter sich hat, wenn sie ihre selbständige Entwicklung beginnt, ihren Zellen einen gewissen Vorsprung verleihe, so daß hier zwei verschiedene Tendenzen miteinander in Widerstreit geraten. Doch ist es sehr wohl möglich, um nicht zu sagen wahrscheinlich, daß schon im Pluteus das Prinzip der fixen Zellgröße über jene andere Tendenz den Sieg davon tragen würde<sup>1)</sup>.

---

1) Eine andere Hypothese zur Erklärung des uns hier beschäftigenden Verhältnisses, die manches für sich hat, hat DRIESCH (22) ausgesprochen. Er meint, daß Eifragmente durch Austritt gewisser

Die zum Beweis des Satzes von der fixen Zellgröße angestellten Versuche lehren nun nichts anderes, als daß bei ganz verschiedener Ausgangsmenge an Protoplasma und somit bei ganz verschiedener Organgröße die Zellgröße die gleiche ist. Welche von den zahllosen gleichen Eigenschaften zweier solcher verglichenen Larven es ist, die unter den genannten verschiedenen Bedingungen die feste Zellgröße bestimmt, bleibt völlig unbekannt, und an welche Möglichkeiten hier gedacht werden könnte, dafür sei die Vermutung von DRIESCH (24, p. 384) angeführt, daß vielleicht physikalische Verhältnisse eine Rolle spielen. DRIESCH vergleicht die Zellgröße mit den optischen Richtungen eines Kristalls.

Worin nun in Wirklichkeit das Wesen der Sache liegt, lehren unsere Vergleichen der Larven mit verschiedenem Chromatingehalt. Sie zeigen, daß die Zellgröße spezifischer Orgazellen gar nicht eine absolut fixe, in den Specieseigenschaften begründete ist, so daß sie überall, wo ein normaler Organismus dieser Species gebildet wird, die gleiche sein müßte. Vielmehr ergibt sie sich, wie wir oben feststellen konnten, als eine Folge des Chromatingehalts der Zelle. Und die unter typischen Verhältnissen fixe Größe, wie sie durch die oben besprochenen Untersuchungen konstatiert worden ist, stellt sich einfach als eine Folge des Umstandes dar, daß der Chromatingehalt in den Zellen der verglichenen Individuen oder Organe der gleiche ist. Die Konstante, die wir als nicht weiter analysierbar hinzunehmen haben, ist die feste Proportion zwischen Kernmenge und Protoplasamenge, die Kernplasmarelation.

---

Aus dieser Einsicht dürfte sich nun auch vielleicht — worauf schon DRIESCH (25) auf Grund meiner eben erwähnten Erfahrungen aufmerksam gemacht hat — ein gewisses Verständnis der von ZUR STRASSEN (47) festgestellten Tatsache gewinnen lassen, daß die durch Verschmelzung zweier Eier entstehenden Riesengestaltungen von *Ascaris megalocephala* Zellen in typischer Anzahl,

---

Substanzen an Volumen verlieren könnten, ohne dabei an lebender Substanz einzubüßen, daß sie also im Vergleich zu isolierten Blastomeren kleiner sind, als ihrer Masse an lebender Substanz entspricht. Es wird sehr schwer sein, zwischen dieser und der oben geäußerten Möglichkeit eine Entscheidung zu treffen.

aber von doppelter Größe aufweisen, während man nach dem Satz von der fixen Zellgröße zunächst das Umgekehrte erwarten möchte. Allein die Zellen der *Ascaris*-riesen haben auch mehr Chromatin als die eines normalen Embryo und müssen also nach unserem Gesetz der Abhängigkeit der Zellgröße von der Kerngröße auch größer sein. Allerdings stimmen, wenn die Angaben von ZUR STRASSEN völlig richtig sind, die *Ascaris*-keime in dieser Beziehung mit denen der Echiniden nicht durchaus überein. Denn für doppelte Zellgröße haben wir bei den letzteren die doppelte Chromatinmenge nötig gefunden, wogegen die Zellen der *Ascaris*-riesen bei doppelter Größe nur um die Hälfte mehr Chromatin besitzen als die eines normalen Embryo. Freilich ist hier noch zu beachten, daß die Erhaltung einer für jedes Stadium bestimmten Zellzahl in der ersten Entwicklung der *Ascariden* von ganz anderer Bedeutung und offenbar auch mit ganz anderen Mitteln garantiert ist als bei den Echiniden, wo die Entwicklung sozusagen „schichtenweise“ bewerkstelligt wird, während sie bei jenen Würmern „zellenweise“ vor sich geht. So mag also hier mit der Kernplasmarelation eine andere Tendenz rivalisieren, die ihr an Stärke überlegen ist.

#### o) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Bastardlarven.

Bei Bastardierung zwischen *Echinus microtuberculatus* ♂ und *Sphaerechinus granularis* ♀ habe ich (16) — im Gegensatz zu DRIESCH (21) — gefunden, daß die Mesenchymzellenzahl durch das Spermium beeinflussbar ist.

Ein Versuch ergab die Durchschnittszahlen:

$\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$	29,	$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Ech. } \varphi}$	46,	$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$	36,
--	-----	--	-----	--	-----

ein zweiter:

$\frac{\text{Sph. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$	33,	$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Ech. } \varphi}$	57,	$\frac{\text{Ech. } \sigma}{\text{Sph. } \varphi}$	42.
--	-----	--	-----	--	-----

Ließe sich für diese Erscheinung, die, wie ich DRIESCH nachempfinden kann, auf den ersten Blick etwas Befremdendes hat, vielleicht auf Grund unserer Feststellungen eine Erklärung geben? Wenn wir sehen, daß die Mesenchymzellenzahl von Partiallarven von der Größe derselben abhängig ist (DRIESCH) und daß in der normal großen diplokaryotischen Larve (vgl. Abschnitt b) die Zahl der primären Mesenchymzellen ebenso die Hälfte der normalen beträgt, wie die Gesamtzellenzahl, so werden wir annehmen dürfen,

daß ganz allgemein ein gewisses Verhältnis zwischen Mesenchymzellen- und Gesamtzellenzahl besteht. Dies wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß die Echinuslarve, deren Mesenchymzellenzahl sich typischerweise zwischen 50 und 60 bewegt, nach MORGANS (36) Zählungen etwa die doppelte Gesamtzahl von Zellen besitzt als die Sphaerechinuslarve, deren Mesenchymzellenzahl sich im Mittel auf 33 beläuft.

Diese Differenz der Zellenzahl zwischen den beiden Arten, die sich sonach wohl auf alle Organe erstreckt, könnte nach unseren Erfahrungen auf zweierlei Momenten beruhen. Entweder das Sphaerechinus-Ei besitzt weniger Protoplasma als das Echinus-Ei, wobei natürlich nicht nur an das Volumen, sondern auch an den spezifischen organischen Plasmagehalt des Eies zu denken ist; oder der Sphaerechinuskern vermag eine größere Menge von Protoplasma zu beherrschen als der entsprechende Kern von Echinus. Im ersteren Fall wäre die Zellengröße bei beiden Objekten die nämliche, das Larvenvolumen verschieden, im letzteren würden die Larven gleich groß sein und die Zellgröße verschieden.

Vergleichen wir nun die Größenverhältnisse zwischen einer Echinus- und einer Sphaerechinuslarve, wozu die Figg. 24—27 bei SEELIGER (43) und meine Figg. 3, 4, 12, 13 (10) dienen können, so wird man dem Echinus-Ei vielleicht eine etwas größere Plasmamenge zuschreiben dürfen, aber nicht entfernt ein solches Uebermaß, daß sich dadurch die doppelte Zellenzahl erklären könnte. Die Sphaerechinuszellen müssen also größer sein als diejenigen von Echinus, wovon man sich übrigens, wenn man die Dichte der Kernstellung in den beiderlei Plutei vergleicht, direkt überzeugen kann. Es vermag somit in der Tat der Sphaerechinuskern größere Zellen zu versorgen als der Echinuskern.

Ist dies aber richtig, so läßt sich die Vergrößerung der Mesenchymzellenzahl in einer Larve, die aus einem Sphaerechinus-Ei bei Bastardierung mit einem Echinusspermium hervorgegangen ist, sehr einfach erklären. Die Bastardzellen, deren Kerne nur zur einen Hälfte Sphaerechinuschromatin, zur anderen solches von Echinus enthalten, erreichen das Optimum ihrer Kernplasma-relation erst bei einer geringeren Zellgröße als die reinen Sphaerechinuszellen, d. h. es muß in der Bastardlarve in allen Organen und also auch im Mesenchym eine größere Zahl von Zellen gebildet werden.

Damit wäre aber zum ersten Mal die Art der Beziehung



zwischen einem Larvenmerkmal und dem väterlichen Kern aufgeklärt; sie stellt sich viel einfacher dar, als man dies vermuten mochte.

p) Ueber die Mesenchymzellenzahl von Larven aus Eifragmenten.

DRIESCH (21) hat bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Zahl der Mesenchymzellen von Bastardlarven auch die Mesenchymzellenzahl von Fragmentlarven geprüft und dabei eine für unser damaliges Wissen ganz unerklärbare Variabilität gefunden. Es scheinen ihn diese Resultate überhaupt gegen die Verwertung der Fragmentlarven bei seinen Studien eingenommen zu haben, während ich selbst, wo der Versuch die Wahl zwischen einem Fragment und einer isolierten Blastomere läßt, das erstere für das günstigere Objekt halten möchte.

Ich glaube nun, daß die verschiedenen Tatsachen, die im Vorstehenden festgestellt worden sind, die Befunde von DRIESCH, wenn auch nicht in allen Einzelheiten, so doch in der Hauptsache, zu erklären gestatten.

DRIESCH hat die Fragmentlarven, die er zu den in Rede stehenden Zählungen verwendete, in der Weise gewonnen, daß er bereits befruchtete Eier zerschüttelte und aus diesem Material solche Fragmente, welche das Spermium enthielten, isolierte. Es ist in seiner Mitteilung keine Rede davon, ob er hierbei darauf geachtet hat, daß in diesen Fragmenten der Eikern vorhanden war; lag ja auch für ihn kaum eine Veranlassung vor, diesen Punkt zu berücksichtigen. Nach der Art, wie er seinen Versuch beschreibt, halte ich es für zweifellos, daß er sowohl Fragmente mit, wie solche ohne Eikern ausgewählt hat. Denn bis das, nach der Befruchtung geschüttelte, Eimaterial zur Isolation fertig ist und bis nur einige Stücke isoliert sind, ist so viel Zeit vergangen, daß sich die Spermasphäre mit ihrem hellen Zentrum mächtig entfaltet und dem Eikern angelagert hat. Bei der schwachen Vergrößerung, die man nur anwenden kann, will man die Objekte nicht mit einem Deckglas bedecken, ist es schon nach ziemlich kurzer Zeit nicht mehr möglich, zu entscheiden, ob in dem hellen Fleck ein Eikern vorhanden ist oder nicht.

Unter diesen Umständen dürfen wir es als sicher betrachten, daß DRIESCH bei seinen Zählungen amphi- und hemikaryotische Larven, ohne sie unterscheiden zu können, geprüft hat, d. h. also zwei Typen, von denen der eine bei gleicher Größe doppelt so

viele Zellen besitzt als der andere. Die von DRIESCH für das primäre Mesenchym gefundenen Zahlen stimmen damit aufs Beste überein.

Die Zahl der Mesenchymzellen bei den normalen Ganzlarven von *Echinus* beträgt zwischen 50 und 60. Ist das Eifragment amphikaryotisch und etwa von der halben Größe des Eies, so enthält die Larve nach dem Satz von der fixen Zellgröße die halbe Mesenchymzellenzahl der Ganzlarve, d. i. 25—30. Ist aber das Fragment hemikaryotisch und gleichfalls von halber Eigröße, so enthält die Larve, nach dem Satz von der umgekehrten Proportion zwischen Chromatinmenge und Zellenzahl, doppelt so viele Mesenchymzellen wie die gleich große amphikaryotische, also wieder 50—60, wie die Ganzlarve.

Diese beiden Zahlengruppen sind bei DRIESCH in der Tat vertreten. Wir finden unter seinen Zählungen einerseits die Zahlen:

54, 56, 50, 60, 55, 55, 50, 52, 52, 56, 55, 50,  
andererseits 28, 30, 30, 25, 30, 30, 28, 30, 30, 25, 25, 30, 25,  
30, 28, 28, 25, 28, 28, 30, 25, 30, 30.

Daß die Zahlen der letzteren Gruppe (und auch in der Nähe befindliche Zahlen) viel häufiger auftreten als die der ersteren, erklärt sich sehr einfach daraus, daß kernhaltige Fragmente von so beträchtlicher Größe viel häufiger vorkommen als kernlose. Es erscheint uns ferner bei dieser Deutung ganz natürlich, daß, wie DRIESCH speziell hervorhebt, eine Larve mit 55 Mesenchymzellen kleiner gefunden werden konnte als eine andere mit 30, und es ist, wenn man die große Variabilität in der Mesenchymzellenzahl normaler Larven berücksichtigt, auch in keiner Weise auffallend, wenn DRIESCH bei 2 gleich großen Larven die Zahlen 55 und 32 konstatiert hat. Nach unserer Deutung handelt es sich hier um 2 Larven von etwas mehr als halber Eigröße, von denen die erstere amphikaryotisch, die letztere hemikaryotisch war.

Mit dem bisher betrachteten, die Zellenzahl variierenden Moment, welches in der verschiedenen Chromatinmenge gegeben ist, konkurriert nun aber in dem Versuch von DRIESCH noch ein zweites, welches durch die verschiedene Größe der Objekte bedingt wird. Um zwei Beispiele anzuführen, so muß eine amphikaryotische Fragmentlarve von  $\frac{1}{3}$  Eigröße nach dem Satz von der fixen Zellgröße ungefähr 17—20, eine gleich große hemikaryotische 34—40 Mesenchymzellen besitzen; eine amphikaryotische Fragmentlarve von  $\frac{2}{3}$  Eigröße wird, wie die eben genannte hemikaryotische, 34—40 Mesenchymzellen aufweisen, während hemikaryotische von

$\frac{2}{3}$  Eigröße 68—80 enthalten müssen<sup>1)</sup>. In dieser Weise erklären sich nun die besonders häufigen Zahlen, die zwischen jenen der beiden oben aufgeführten Gruppen in der Mitte stehen:

32, 32, 47, 34, 34, 32, 45, 32, 32, 38, 40, 40, 34, 34, 33, 40, 38,  
47, 35, 43, 40, 44, 36, 40, 40, 37, 40, 45, 45, 35, 35, 35, 35, 45,  
40, 48, 32, 40, 40, 41, 33, 35, 38, 40,

sowie die nur einmal konstatierte niedrigste Zahl 20.

Damit dürfte die scheinbare Regellosigkeit ihren Sinn erhalten haben; sie erklärt sich aus der verschiedenen Kombination dreier Variablen: 1) der allgemeinen Variabilität der Mesenchymzellenzahl, welche schon bei normalen Larven im Verhältnis von 2 : 3 schwanken kann (vgl. 16, p. 342) und bei den aus verschiedenen Eiregionen stammenden Fragmenten mindestens ebenso variabel sein wird, 2) des in zwei Größen vorkommenden Chromatingehalts und 3) der innerhalb gewisser Grenzen in allen Abstufungen wechselnden Fragmentgröße.

## V. Zusammenfassung.

Da sich die hauptsächlichsten Resultate der mitgeteilten Untersuchungen in einige scharf formulierbare Sätze kleiden lassen, seien diese zum Schluß übersichtlich zusammengestellt.

1) Abnorme Chromosomenzahl des Eies oder einer Blastomere, mag sie gegenüber der Norm erhöht oder erniedrigt sein, erhält sich, falls nicht eine weitere Abnormität interveniert, unverändert durch alle Zellenfolgen sicher bis ins Gastrulastadium und nach allen Anzeichen auch weiterhin. Eine Regulation zur Normalzahl findet nicht statt. Die Echiniden verhalten sich hierin ebenso, wie ich es früher für *Ascaris* nachgewiesen habe.

2) Da die einzelnen Chromosomen in diesen Fällen abnormer Anzahl ihr typisches Volumen bewahren, besitzen die Larven mit verminderter Chromosomenzahl entsprechend kleinere, die mit er-

---

1) Larven aus kernlosen Eifragmenten von mehr als halber Eigröße werden, bei der Lage des Eikerns im Ei, sehr selten sein. DRIESCH hat solche, nach seinen Zahlenangaben zu schließen, überhaupt nicht vor sich gehabt. Ich selbst habe in einer hemikaryotischen Gastrula von *Strongylocentrotus*, für welche Species die normale Mesenchymzellenzahl höchstens 50 beträgt, ungefähr 70 Mesenchymzellen gezählt; leider habe ich für dieses Objekt versäumt, die Größe festzustellen.

höhter entsprechend größere Kerne, und zwar ergibt die Messung, daß die Kernoberfläche der Chromosomenzahl direkt proportional ist.

3) Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional.

4) Die Zahl der Larvenzellen ist der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge (Chromosomenzahl) umgekehrt proportional.

5) Das Verhältnis der gesamten Protoplasamenge einer Larve zur gesamten Chromatinmenge ist bei verschiedener Chromosomenzahl konstant.

6) Die Zahl der Larvenzellen ist, unter der Voraussetzung gleicher Chromatinmenge (BOVERI), der Protoplasamenge des Eies proportional (MORGAN, DRIESCH).

7) In den sub 3—6 aufgeführten Sätzen spricht sich die Tendenz und das Vermögen des Organismus aus, bei beliebiger, in der Ausgangszelle gegebener Kombination von Protoplasamenge und Chromatinmenge, in den Larvenzellen ein bestimmtes, wenn auch innerhalb gewisser Grenzen bewegliches Verhältnis zwischen Chromatinmenge und Protoplasamenge (R. HERTWIGS Kernplasmarelation) herzustellen.

8) Das Mittel, das dem Echinidenkeim zum Zweck dieser Regulation zur Verfügung steht, ist die Regulierbarkeit der Zahl der Zellteilungen. Bei abnorm viel Chromatin oder abnorm wenig Protoplasma wird die Zahl der Zellteilungen gegenüber der Norm vermindert, im umgekehrten Fall erhöht. Daß aber die verschiedene Zahl der Zellteilungen in dieser Hinsicht regulatorisch wirken kann, rührt daher, daß 1) die Entwicklung in allen Fällen mit einem Uebermaß auf Seiten des Protoplasmas beginnt, und daß 2) dieses Mißverhältnis zwischen Protoplasamenge und Chromatinmenge dadurch bei jedem Teilungsschritt kleiner wird, daß in jeder Tochterzelle das Protoplasma-volumen gegenüber dem der Mutterzelle ungefähr auf die Hälfte vermindert ist, wogegen der Kern in der Tochterzelle annähernd auf das gleiche Volumen wieder heranwächst, das der Kern der Mutterzelle besessen hatte.

9) Die Normalität der Entwicklung ist vermöge der nachgewiesenen Regulationsfähigkeit innerhalb von Grenzen, die sich nahezu wie 1 : 4 verhalten, von der Chromosomenzahl unabhängig; ja selbst die Normalität eines und desselben Individuums wird nicht gestört, wenn seine einzelnen Bereiche im Chromatingehalt der Zellen differieren.

10) Wenn im Vorstehenden immer nur von Quantitäten die Rede war, so muß nun noch hinzugefügt werden, daß, wie ich aus anderen Versuchen geschlossen habe (15, 18) und in einer späteren Arbeit ausführlicher darlegen werde, nicht ein bestimmtes Quantum beliebiger Chromosomen zur Normalität der Entwicklung genügt, sondern daß die als verschiedenwertig anzunehmenden Chromosomen der Echiniden nur dann, wenn in jedem Kern alle Arten vertreten sind, die zur normalen Ontogenese nötigen Leistungen aufzubringen vermögen. Das zur normalen Entwicklung nötige Minimum ist danach vermutlich in jener Chromosomenzahl gegeben, welche alle Arten in mindestens einem Repräsentanten umfaßt.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) AMELUNG, E., Beziehungen zwischen dem Volumen der Zellen und dem Volumen der Pflanzenorgane. Dissert. Würzburg, 1893.
- 2) BOVERI, M, Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1903.
- 3) BOVERI, TH., Zellen-Studien I, Jena 1887.
- 4) — Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III, 1887.
- 5) — Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. IV, 1888.
- 6) — Zellen-Studien II, Jena 1888.
- 7) — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. V, 1889.
- 8) — Zellen-Studien III, Jena 1890.
- 9) — Befruchtung. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. I, 1892.
- 10) — Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 11) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1896.
- 12) — Die Entwicklung von *Ascaris meg.* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. KUPFFER, Jena 1899.
- 13) — Merogonie und Ephebogonie, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.
- 14) — Ueber die Polarität des Seeigel-Eies. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXIV, 1901.
- 15) — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. der Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV, 1902.
- 16) — Ueber den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
- 17) — Ueber das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1903.
- 18) — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.

- 19) DELAGE, Y., Etudes sur la mérogonie. Arch. de Zool. expér., T. VII, 1899.
- 20) — Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogénèse expérimentale. Ibid., T. IX, 1901.
- 21) DRIESCH, H., Ueber rein mütterliche Charaktere an Bastard-larven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
- 22) — Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
- 23) — Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. IV. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
- 24) — Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
- 25) — Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. XI, 1902.
- 26) GERASSIMOW, J. J., Ueber den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscou, 1901.
- 27) — Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. I, 1902.
- 28) — Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscou, 1904.
- 29) HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.
- 30) HERLA, V., Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride még. Arch. de Biol., T. XIII, 1893.
- 31) HERTWIG, R., Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigel-Eies. Festschr. f. C. GEGENBAUR, Leipzig 1896.
- 32) — Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903.
- 33) KATHARINER, L., Ueber die Entwicklung des Gyrodactylus elegans v. NRDM. Zool. Jahrb., Suppl. VII, Festschr. f. A. WEISMANN, 1904.
- 34) MORGAN, T. H., The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 35) — Studies of the „Partial“ Larvae of Spaeerechinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 36) — Experimental Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 37) — The Proportionate Development of Partial Embryos. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
- 38) — The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
- 39) PETRUNKEWITSCH, A., Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb., Suppl. VII, Festschr. f. A. WEISMANN, 1904.
- 40) RABL, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1899.
- 41) SACHS, J., Physiologische Notizen. VI. Flora, Jahrg. 1893.
- 42) SCHMIDT, H., Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXVI, 1904.

- 43) SEELIGER, O., Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. I, 1894.
  - 44) — Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
  - 45) STEVENS, N. M., Experimental Studies on Eggs of Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XV, 1902.
  - 46) STRASBURGER, E., Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histol. Beiträge, V, 1893.
  - 47) ZUR STRASSEN, O., Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
  - 48) TEICHMANN, E., Ueber Furchung befruchteter Seeigel-Eier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1902.
  - 49) — Ueber Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
  - 50) WILSON, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Seaurchin-Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
  - 51) — Experimental Studies in Cytology. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901.
  - 52) — Experimental Studies in Cytology. II and III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
  - 53) WINKLER, H., Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.
  - 54) ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
  - 55) ZOJA, R., Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz., Bd. XI, 1895.
-



## Tafelerklärung.

### Tafel XIX.

Fig. 1. Junger Pluteus aus einem isoliert gezüchteten kernhaltigen Eifragment von *Echinus microtub.* a Totalansicht von hinten. Seewasser-Formol. b Analwand mit ihren Kernen. Vergr. ca. 650. c Optischer Schnitt der Scheitelwand. Vergr. ca. 2000.

Fig. 2. Junger Pluteus aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Eifragment von den gleichen Eltern wie der der Fig. 1. a Totalansicht von hinten. Seewasser-Formol. b Analwand mit ihren Kernen. Vergr. ca. 650. c Optischer Schnitt der Scheitelwand. Vergr. ca. 2000.

Fig. 3. Ektodermkerne einer Gastrula von *Echinus microtub.*, aus einem isoliert gezüchteten kernhaltigen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

Fig. 4. Desgleichen von den gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 5. Desgleichen von den gleichen Eltern, aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

Fig. 6. Kerne der Scheitelwand eines jungen Pluteus von *Echinus microtub.*, aus einem isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend.

Fig. 7a und b. Kernteilungsfiguren aus einer Monastergastrula von *Strongylocentrotus liv.* Vergr. ca. 2000.

Fig. 8a und b. Desgleichen aus einer normalen Gastrula der gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 9a und b. Desgleichen aus einer kleinkernigen hemikaryotischen Fragmentgastrula von *Strongylocentrotus lividus.* Vergr. ca. 2000.

Fig. 10a. Kernteilungsfigur (Aequatorialplatte) aus einer großkernigen (amphikaryotischen) Fragmentgastrula von *Strongylocentrotus lividus.* Vergr. ca. 2000.

Fig. 10b. Desgleichen aus einer kleinkernigen (hemikaryotischen) Fragmentgastrula der gleichen Eltern. Vergr. ca. 2000.

Fig. 11. Sämtliche Chromosomen einer Teilungsfigur aus einer kleinkernigen (hemikaryotischen) Fragmentgastrula der gleichen Eltern.

Fig. 12. Ektodermkerne eines Pluteus von *Echinus microtub.*, aus einem im Jahr 1889 isoliert gezüchteten kernlosen Fragment stammend. Vergr. ca. 2000.

## Tafel XX.

Fig. 13. Animale Hälfte einer amphikaryotischen Fragment-gastrula von *Strongylocentrotus livid.* Vergr. 650.

Fig. 14a. Desgleichen. Vergr. ca. 650.

Fig. 14b. Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

Fig. 15. Animale Hälfte einer hemikaryotischen Fragment-gastrula von *Strongylocentrotus liv.* Gleiche Eltern wie Fig. 13 und 14. Vergr. ca. 650.

Fig. 16a. Desgleichen. Vergr. ca. 650.

Fig. 16b. Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

Fig. 17a, b. Gastrulae aus  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren von *Strongylocentrotus liv.*, vom animalen Pol gesehen. Gleiche Eltern wie Fig. 13—16. Vergr. ca. 650.

Fig. 18. Normale Gastrula von *Strongylocentrotus lividus.* a Optischer Durchschnitt, vom animalen Pol gesehen. Seewasser-Formol. b Gleiche Ansicht, mit den Kernen des Ektoderms. Vergr. ca. 650. c Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 19. Monastergastrula, von den gleichen Eltern wie die normale Gastrula der Fig. 18. a Optischer Durchschnitt, vom animalen Pol gesehen. Seewasser-Formol. Gleiche Vergrößerung wie Fig. 18a. b Gleiche Ansicht, mit den Kernen des Ektoderms. Vergr. ca. 650. c Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 20. Einige Kerne der Scheitelwand eines normalen Pluteus von *Strongylocentrotus liv.* Gleiche Eltern wie Fig. 18 und 19. Vergr. ca. 2000.

Fig. 21. Desgleichen von einem rudimentären Monasterpluteus der gleichen Eltern.

Fig. 22. Gastrula aus einem Ei von *Strongylocentrotus liv.*, bei dessen erster Teilung der ganze Spermakern in die eine Blastomere überging. a Optischer Durchschnitt. Seewasser-Formol. b Ähnlicher optischer Durchschnitt nach dem gefärbten Präparat. Vergr. ca. 650. c Ektoderm in der Umgebung des Urmundes. Vergr. ca. 650. d Einige Ektodermkerne. Vergr. ca. 2000.

Fig. 23. Ein Stück Wimperschnur aus einem dispermen Pluteus von *Strongylocentrotus lividus.* Vergr. ca. 650.

Fig. 24. Ektoderm in der Umgebung des Urmundes von einer dispermen Gastrula von *Strongylocentrotus lividus.* Vergr. ca. 650.

Fig. 25. Dispermer Pluteus von *Echinus microtuberculatus.* a In der Ansicht vom Scheitel mit den Ektodermkernen der oberen Larvenhälfte. Vergr. ca. 650. b Einige Ektodermkerne dieser Larve. Vergr. ca. 2000.

---

# Nieren- und Gonadenverhältnisse von *Haliotis*.

Von

**Robert J. Totzauer**, Ord. praem.

Hierzu Tafel **XXI—XXIII**.

## I. Literarischer Ueberblick.

In der über *Haliotis* bisher erschienenen Literatur bildet die Frage, ob *Haliotis* nur eine oder, wie ihre nächsten Verwandten, 2 Nieren besitze, einen besonderen Gegenstand der Untersuchungen. Je nach dem Ergebnis dieser Untersuchungen knüpfen sich an diese Frage Besprechungen über die Ausmündungsverhältnisse des Nephridialsystems, über dessen Beziehungen zum Perikard, über die Gonadenverhältnisse und über Beziehungen der Gonade zum Nephridialsystem.

Einige Autoren, so CUVIER und später HALLER, vertraten die Ansicht, daß *Haliotis* nur eine Niere besitze und daß die Geschlechtsdrüse durch einen eigenen Gang in die Mantelhöhle ausmünde.

Andere Autoren, v. JHERING, SPENGEL, WEGMANN und PERRIER, nehmen für *Haliotis* 2 Nieren an und lassen die Geschlechtsprodukte durch die rechte Niere nach außen gelangen.

Betrachten wir die über das Nephridialsystem von *Haliotis* geäußerten Ansichten der Reihenfolge nach, so wäre hierüber folgendes zu berichten:

Die älteste Behandlung dieser Frage stammt, wie v. JHERING und HALLER angeben, aus dem Jahre 1814 von FEIDER (1), welche Mitteilung mir aber nicht zugänglich war; ihr folgt die Arbeit von CUVIER (2) 1817.

Nach der Darstellung CUVIERS mündet die eine vorhandene Niere an der linken Seite des Rectums in die Kiemenhöhle aus; eine zweite Oeffnung, die CUVIER an der rechten Seite des Rectums

gefunden hat, dient zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte in die Kiemenhöhle.

1877 behauptet HERMANN v. JHERING (3), *Haliotis* besitze 2 BOJANUSSCHE Organe, von denen das linke rückgebildet ist, die Gestalt eines kleinen, ovalen Sackes aufweist und an der Innenwand eine Menge kleiner, isolierter Falten und Zapfen trägt; das bedeutend größere, rechte Organ weist das bekannte schwammige Netzwerk auf. Beide Organe münden gesondert durch gleich große Oeffnungen an der Basis der Rektalröhre in die Kiemenhöhle aus. Die Geschlechtsdrüse hat nach v. JHERING keinen besonderen Ausführungsgang; ihre Produkte werden durch Zerreißung der eng aneinander liegenden Nieren- und Geschlechtsdrüsenwände in die rechte Niere und durch diese in die Kiemenhöhle geleitet, so daß also ein Teil der rechten Niere nicht nur als Harnleiter, sondern auch als Leitungsweg für die Geschlechtsprodukte funktioniert.

J. W. SPENGLER (4) bestätigt 1881 das Vorhandensein der beiden Organe, wie sie v. JHERING beschrieben hat, und die Zugehörigkeit der symmetrisch rechts und links am Enddarm gelegenen Oeffnungen zu diesen beiden Organen<sup>1)</sup>. Aber die vom rechten Organ so ganz verschiedene Struktur des linken läßt ihn an dem echten Nierencharakter des linken Organes zweifeln; er verweist nämlich auf das Vorhandensein einer Analdrüse bei den Anisobranchiern und hält es nicht für unmöglich, daß diese Analdrüse einer der beiden Drüsen der Zeugobranchier entspreche. Der ursprüngliche Nierencharakter, führt SPENGLER aus, brauche deshalb nicht außer Frage gestellt zu werden, denn es könnte eine der Nieren leicht zur Analdrüse herabgesunken sein; andererseits wäre es aber auch wieder denkbar, daß nur das rechts gelegene der beiden Organe seinem Ursprung nach als Niere zu betrachten sei.

Wenn aber die Kommunikation mit dem Perikard den Nierencharakter eines Organes bestätigt, dann müßte gerade das rudimentäre Organ eine Niere sein; denn für dieses fand SPENGLER eine Kommunikation mit dem Perikard, nicht aber für das wirklich als Niere funktionierende rechte Organ.

Später hat auch WEGMANN (5) 1884 die Verbindung des linken Organes mit dem Perikard nachgewiesen.

WEGMANN nimmt mit Bestimmtheit 2 voneinander verschiedene Nieren an; die äußeren Mündungen der beiden Nieren

---

1) 4, l. c. p. 349.

liegen entsprechend an der rechten und linken Seite des Rectums in der Kiemenhöhle<sup>1)</sup>.

Nach einer umfassenden Beschreibung der Struktur, der histologischen Elemente, der Funktion, der Lage- und Größenverhältnisse beider Nieren faßt WEGMANN die Ergebnisse seiner Untersuchungen in folgendem zusammen<sup>2)</sup>:

Beide Nieren sind Ausscheidungsorgane; sie liegen symmetrisch zur Rechten und Linken des Herzbeutels; sie unterscheiden sich durch Farbe, Größe und Form, besonders aber durch die Verbindung mit dem Perikard: die linke Niere öffnet sich ins Perikard, für die rechte ist keine derartige Verbindung nachzuweisen. Die Perikardverbindung der linken Niere stellt WEGMANN als eine einfache Oeffnung zwischen Nieren- und Perikardwand hin<sup>3)</sup>.

Ebenso eingehend wie die Nierenverhältnisse bespricht WEGMANN auch die Gonadenverhältnisse<sup>4)</sup>:

*Haliotis* ist getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsprodukte werden, da die Drüse keinen eigenen Ausführungskanal aufzuweisen hat, durch eine ovale Oeffnung in die weite Höhlung des rechten BOJANUSSchen Organes geleitet. Der drüsige Teil der rechten Niere ist nämlich durch eine ziemlich tiefe Einschnürung in 2 Lappen geteilt; in die dadurch gebildete Höhlung treten die Geschlechtsprodukte ein und gelangen so mit den Ausscheidungsprodukten der rechten Niere in die Mantelhöhle.

Ganz abweichend von den bisher gegebenen Darstellungen erklärte HALLER (6) 1886 die Nierenverhältnisse bei *Haliotis*.

HALLER stellt das Vorhandensein einer linken Niere oder eines derselben entsprechenden Rudimentes für *Haliotis* in Abrede<sup>5)</sup> und erklärt, daß die linke Niere, die bei den Fissurelliden in Rückbildung begriffen war, bei den *Haliotiden* gänzlich geschwunden sei<sup>6)</sup>.

Für das von den übrigen Autoren als linke Niere bezeichnete Organ führte HALLER die Benennung „Papillargang“ ein, und die Oeffnung dieses Papillarganges faßt er als Ausmündung der einen rechtsseitig gelegenen Niere auf.

---

1) 5, l. c. p. 314, 323, 326.

2) 5, l. c. p. 328.

3) 5, l. c. p. 326.

4) 5, l. c. p. 336 f.

5) 6, l. c. p. 1, 8.

6) 6, l. c. p. 46.

Die Sammelgänge der Niere, führt HALLER aus, münden in eine mäßig weite Urinkammer, die unter dem Enddarm liegt; diese Urinkammer steht in Verbindung mit dem Papillargang und dessen Mündung an der linken Seite des Enddarmes. Von der Urinkammer zweigt nach vorn ein Trichtergang ab, der mit einem weiten Trichter in das Perikard mündet.

Die an der rechten Seite des Enddarmes gelegene, schlitzförmige Oeffnung erklärt HALLER als Ausmündungsstelle der Geschlechtsdrüse, welche in eine sackförmige Genitaldrüse, die Genitalpapille, führt<sup>1)</sup>.

HALLER weicht somit von den früheren Annahmen insofern ab, als er die von den übrigen Autoren als rechte Nierenöffnung bezeichnete Ausmündungsstelle zur Rechten des Rectums für die Ausmündung der Genitaldrüse, die linke Nierenöffnung für die von ihm angenommene einzige Nierenöffnung hält, die linke Niere als Papillargang bezeichnet und eine besondere Genitalpapille an der rechten Seite des Rectums annimmt.

Nun hat RÉMY PERRIER (7) 1889 nachgewiesen, daß die von HALLER angenommene Urinkammer oder der Verbindungskanal zwischen rechter Niere und Papillargang gar nicht existiert<sup>2)</sup>.

PERRIER steht wieder ganz auf Seite v. JHERINGS und WEGMANNs und erklärt, *Haliotis* besitze 2 voneinander getrennte Nieren, von denen jede mit einer besonderen Oeffnung entsprechend zur Rechten und Linken des Rectums mit dem Aeußeren in Verbindung steht. Die rechte Niere bezeichnet er als „rein proprement dit“ und „le véritable organe urinaire“, die ihre primitive funktionelle Tätigkeit beibehalten, aber ihre Verbindung mit dem Perikard verloren hat. Die linke Niere („sac papillaire“ = Papillargang HALL.) steht mit dem Perikard durch einen bei großen Individuen beinahe 2 mm langen Kanal in Verbindung, hat aber fast vollständig ihre Rolle als Ausscheidungsorgan eingebüßt. Die Geschlechtsprodukte werden in die rechte Niere geleitet. Bezüglich der Stelle, an welcher die Geschlechtsprodukte in die Niere eintreten, stimmen die Angaben PERRIERs mit denen von WEGMANN überein<sup>3)</sup>.

Nach diesen Darlegungen besitzt *Haliotis*, wie die Mehrzahl der Autoren angibt, paarige, asymmetrisch entwickelte Nieren,

---

1) 6, l. c. p. 14.

2) 7, l. c. p. 92.

3) 7, l. c. p. 94, 106, 112.

die unter sich nicht in Verbindung stehen und die gesondert in die Kiemenhöhle ausmünden; die linke Niere weist einen Renoperikardialgang auf; die Geschlechtsprodukte werden durch die rechte Niere ausgeleitet.

Die Annahme, daß *Haliotis* 2 Nieren besitzt, findet schließlich noch ihre Bestätigung durch die Untersuchungen PELSENEERS (8) 1899, der angibt, daß die Mehrzahl der Anisobranchier (= Docoglossen + Rhipidoglossen) 2 Nieren besitzt und zwar die Docoglossen insgesamt und von den Rhipidoglossen: *Scissurella*, *Emarginula*, *Cemoria*, *Fissurella*, *Trochus*, *Turbo* etc. und auch *Haliotis* 1).

Die linke rudimentäre Niere der Fissurelliden hat nach den Ausführungen PELSENEERS ihre Perikardverbindung verloren, bei den Trochiden ist eine solche Verbindung noch nachzuweisen; bei den Trochiden sowohl wie bei den Fissurelliden hat auch die rechte Niere ihre Perikardverbindung erhalten. Die, wie angenommen wird, ursprünglich paarigen Gonaden sind zu einer unpaaren Drüse verschmolzen, die durch einen eigenen Geschlechtsgang in die rechte Niere mündet. Dieser Geschlechtsgang steht zugleich mit dem Renoperikardialgang der rechten Niere in Verbindung.

Auf diese Darlegungen PELSENEERS hin äußerte HALLER 1900 vermutungsweise, daß wohl auch bei *Haliotis*, wie bei den Trochiden 2 Nieren existieren dürften, von denen die rechte größere den Geschlechtsgang aufnimmt. Dagegen glaubte HALLER noch an der Annahme einer Verbindung beider Nieren untereinander festhalten zu sollen 2).

Es hatten sich somit die Ansichten über die Nierenverhältnisse bei *Haliotis* so weit geklärt, daß bei *Haliotis* ebenso wie bei ihren nächsten Verwandten 2 voneinander unabhängige Nieren existieren, von denen die linke mit dem Perikard kommuniziert und die rechte den Geschlechtsgang aufnimmt; von den verwandten Formen unterschied sich *Haliotis* dadurch, daß ein Renoperikardialgang für die rechte Niere bisher noch nicht aufgefunden worden war.

Besondere Beachtung verdient die ausführliche Untersuchung von TOBLER (10) über *Parmophorus*, welcher bezüglich des uns interessierenden Organes Verhältnisse schildert, welche sich denen von *Haliotis* auf das engste anschließen.

1) 8, l. c. p. 65.

2) 9, l. c. p. 61, 189.

Immerhin erschien es von Interesse, auch die Verhältnisse an der vieluntersuchten *Haliotis* einer neuerlichen Revision zu unterziehen, welcher Aufgabe ich mich auf Anregung von Herrn Prof. KARL HEIDER unterzog. Ich habe die Resultate meiner Untersuchungen in einer kurzen vorläufigen Mitteilung niedergelegt (11).

Inzwischen ist eine diesbezügliche Arbeit von H. J. FLEURE (12) erschienen, dessen Resultate mit meinen Befunden an *Haliotis* im allgemeinen übereinstimmen. FLEURE hat das Vorkommen von Eiern in der Perikardflüssigkeit und im Inhalt der rechten Niere konstatiert und schon hierdurch eine Kommunikation dieser Gebilde wahrscheinlich gemacht. Doch konnte FLEURE sich von dem Vorhandensein eines linksseitigen Renoperikardialganges nicht überzeugen. Auch fehlen bei ihm die Angaben über eine doppelte Verbindung des Gonoduktes mit der rechten Niere, welche ich bei *Haliotis*, ähnlich wie sie TOBLER für *Parmophorus* beschrieb, nachweisen konnte.

## II. Ausmündung der beiden Nieren in die Mantelhöhle.

*Haliotis* gehört zu den Zygobranchiern; ihr Herz besitzt 2 Vorhöfe und wird vom Enddarm durchbohrt; es sind 2 Kiemen vorhanden und, wie aus der literarischen Uebersicht hervorgeht, nach Annahme der Autoren auch 2 Nieren.

Die ohrförmig gestaltete Schale ist gewunden; sie überdeckt muschelartig das ganze Tier und weist an der oberen Fläche nahe dem linken Rande eine Anzahl Oeffnungen auf, von denen nur die jüngeren, über der Atemhöhle liegenden frei sind und als Abflußöffnung für das Atemwasser nach außen dienen; die älteren sind mit Schalensubstanz ausgefüllt (Fig. 1 *s*, *sl*, *sw*).

Die Bewegung der Schale erfolgt mittelst des stark entwickelten cylindrisch geformten Schließmuskels (Fig. 1, 2 *sm*); er steht etwas rechtsseitig von der Mitte der Fußscheibe. Infolge der enormen Entwicklung des Schließmuskels ist die Mantelhöhle mit dem pallialen Organkomplex und der Eingeweidetasche von *Haliotis* fast ausschließlich linksseitig verlagert, nur ein konisches Divertikel der Gonade (Fig. 1 *g*) umgreift den rechtsseitigen Rand des Schalenmuskels.

Von den Organen des pallialen Organkomplexes sind für die folgenden Untersuchungen als wichtig zu nennen: das Rectum (Fig. 1 *ed*), das unter dem letzten resp. hintersten Schalenloche



ausmündet; zu beiden Seiten des Rectums die Kiemen, an der rechten Seite die rechte kürzere, an der linken die längere linke Kieme (Fig. 4 *rk*, *lk*); die Hypobranchialdrüse, eine Schleimdrüse (Fig. 2, 3 *hd*), die sich auf der Innenseite des Mantels zwischen Enddarm und linker Kieme in der Längserstreckung der letzteren nach vorn hinzieht und außerdem noch rechts vom Enddarm zur rechten Kieme übergreift; die Nephridialöffnungen, deren Lage im folgenden näher besprochen wird. Die Mantelhöhle ist von der Mantelfalte überdeckt, welche bis zum Grund der Mantelhöhle gespalten ist; der dadurch gebildete Mantelschlitz liefert einen weiten Eingang in die Mantelhöhle (Fig. 2, 3 *ms*).

Das Perikard (Fig. 2, 4 *p*) schließt sich an den Grund der Mantelhöhle als ein zartes, durchscheinendes Säckchen an; es birgt das Herz mit den beiden Vorhöfen.

Von den Organen des Eingeweidesackes, der sich unmittelbar an den Schließmuskel anlegt, ist bei oberflächlicher Betrachtung die auffallend stark entwickelte Verdauungsdrüse oder Leber (Fig. 1 *l*) in ihrer Ausdehnung vom hinteren Abschluß des Schalenmuskels nach rückwärts zu bemerken, ferner das Caecum (Fig. 1 *c*), welches etwa der Mitte der Leber aufgelagert erscheint, und die Genitaldrüse, die je nach der Geschlechtsreife entweder nur einen geringen Teil der Leber oder diese fast ganz überzieht. Der Magen (Fig. 1 *m*) wird zum großen Teil von der Leber überdeckt; vom Magen zieht der Mitteldarm zunächst längs des linken Randes des Schalenmuskels bis vor dessen vorderen Abschluß, wendet sich dann nach links und verläuft in paralleler Lage zu dem aufsteigenden Teil und in gleicher Länge wieder nach rückwärts bis zum Perikard (Fig. 1 *md*). Der Enddarm tritt in den hinteren Abschnitt der Perikardhöhle ein; er durchbohrt das Herz und ragt nach seinem Austritt aus dem Perikard ziemlich weit in die Mantelhöhle vor (Fig. 2—4 *ed*). In diesem Teile ist er an der Mantelfalte befestigt und von der Hypobranchialdrüse überdeckt.

Die Lage der beiden Nieren ist, ganz allgemein gegeben, folgende: die rechte Niere erscheint im Eingeweidesacke als eine braun durchschimmernde Masse über der Mitteldarmschlinge; sie erstreckt sich längs des linksseitigen Randes des Schalenmuskels bis zu dessen hinterem Abschlusse, wölbt sich dann gegen den Grund der Mantelhöhle vor und verläuft schließlich als ein schmaler, brauner Streifen zwischen Perikard und Leber (Fig. 2 *rnv*, *rnh*).

Von der linken Niere ist bei oberflächlicher Betrachtung nur ein schmaler, weißer Streifen zwischen dem Grunde der Mantel-

höhle und dem linken oberen Perikardabschnitte zu bemerken (Fig. 4 *ln*).

Wird durch Weitertrennung des Mantelschlitzes bis zum rechten oberen Perikardabschnitt die Mantelhöhle dorsal geöffnet und die Rektalröhre durch Lostrennung von der Hypobranchialdrüse freigelegt, so bemerkt man nahe der Stelle, an welcher von der rechten Kiemenwurzel ein Blutsinus zur linken Kiemenwurzel zieht, an der rechten Seite der Rektalröhre eine Papille mit schlitzförmiger, gegen den Eingeweidesack gerichteter Oeffnung (Fig. 2 *r.no*). Die Papille ist zum Teil mit der Hypobranchialdrüse verwachsen. Die Oeffnung führt in ein schmales, sackförmiges Gebilde, das längs des Rectums nach rückwärts verläuft, sich allmählich erweitert und zum Eingeweidesacke hinüberzieht (Fig. 2, 3 *ac*). In letzterem liegt die braun durchschimmernde Masse der rechten Niere; somit gewinnt es den Anschein, als ob von dem zweilippigen Wulste an der rechten Seite der Rektalröhre ein Verbindungskanal zur rechten Niere hinziehe. Diese Annahme findet eine, wenn auch noch nicht maßgebende, Bestätigung durch folgenden Versuch: übt man einen schwachen Druck auf die rechte Niere und den erwähnten Verbindungskanal aus, so werden rötlich-braune Ausscheidungsprodukte durch die schlitzförmige Oeffnung (Fig. 2 *r.no*) in die Mantelhöhle geschleudert.

Daß diese rechtsseitig gelegene Oeffnung und der Verbindungskanal in direkter Beziehung zur rechten Niere stehen, ergibt sich aus folgendem:

Schon an Totalpräparaten kann die rechte Niere als ein langgestrecktes, sackförmiges Gebilde erkannt werden, das auf einem Teile seiner Wandung mit einem schwammigen, drüsigen Netzwerk belegt ist. Es erscheint deshalb auch die Niere in den nach verschiedenen Richtungen geführten Schnitten als eine Drüse mit vorgelagertem Hohlraum (Fig. 5—7 *r.nv*, *r.nh*, *vh*).

Der Horizontalschnitt Fig. 5 gibt einen Durchschnitt der rechten Niere fast in ihrer Gesamtausdehnung. Nach diesem Schnitte liegt die rechte Niere im Eingeweidesack und erstreckt sich vom vorderen Abschlusse des Schalenmuskels (*sm*) bis zum hinteren Perikardabschnitt (Fig. 2, 4, 6 und 7 *r.nh*). Sie ist in 2 Lappen gesondert, von denen der vordere teils über den Mitteldarmschlingen, teils zwischen diesen und dem Magen verlagert erscheint und sich längs des linksseitigen Randes des Schalenmuskels in Dreiecksform mit ziemlich breiter Basis am hinteren Abschlusse des Schalenmuskels entfaltet (Fig. 2 u. 5 *r.nv*).

Der hintere Lappen (Fig. 2 und 5 *r.n.h*) zieht vom hinteren Abschlusse des Schalenmuskels längs des Perikards nach rückwärts; er wölbt sich zunächst gegen den Grund der Mantelhöhle vor und verstreicht dann zwischen Perikard und Leber in mehr vertikaler Ausdehnung, so daß an Totalpräparaten von ihm nur ein schmaler rötlich-brauner Streifen längs des rechtsseitigen Randes der Perikardhöhle wahrzunehmen ist (Fig. 2 u. 4 *r.n.h*).

Beide Lappen vereinigen sich in der Gegend des hinteren Abschlusses des Schalenmuskels (Fig. 2 *vs*).

Das drüsige Netzwerk wird, wie WEGMANN ausführlicher beschreibt, von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen, durch welche das venöse Körperblut strömt, bevor es zu den Kiemen gelangt.

Außer diesen Blutgefäßen, die leicht an ihren eigenartigen Wandungen zu erkennen sind, finden sich in der Drüse Kanälchen, die insgesamt in einen die Drüse durchziehenden langgestreckten schmalen Kanal (Fig. 5—7 *ng*) einmünden. Dieser Kanal oder Nierengang geht in höher gelegenen Schnitten in den Nephridialsack, den der Drüse vorgelagerten Hohlraum, über. An der schmalen Vereinigungsstelle des vorderen und des nach rückwärts ziehenden drüsigen Teiles, am hinteren Abschlusse des Schalenmuskels, erweitert sich die Höhlung des Nephridialsackes zu einem größeren Hohlraum oder einer größeren Nierenhöhle (Fig. 5 *nh*), in welche auch der besprochene schmale Nierengang direkt einmündet. Diese weitere Höhlung kann man als eine Art Sammelbecken auffassen, in welches die von der Nierendrüse ausgeschiedenen Produkte geleitet werden.

Die Nierenhöhle mündet (Fig. 5 *am*) in einen schmäleren Kanal (*ac*), der in quерem Verlaufe zwischen Mantel- und Perikardhöhle gegen den Enddarm hinzieht.

In einem tiefer geführten Horizontalschnitt (Fig. 9) verläuft derselbe Kanal (*ac*) weiter an der rechten Seite des Enddarmes und mündet direkt in die Mantelhöhle aus. Die in Fig. 2 an der rechten Seite des Enddarmes liegende Oeffnung (*r.no*) entspricht somit der gleich bezeichneten Ausmündung des Kanales (*ac*) in Fig. 9.

Die Ausscheidungsprodukte der rechten Niere werden somit in eine Art Sammelbecken und aus diesem in einen eigenen Ausführgang geleitet, der an der rechten Seite des Enddarmes in die Mantelhöhle ausmündet.

Werden Mantelhöhle und Perikard ventral geöffnet (Fig. 3), so wird an der linken Seite des Enddarmes eine zweite Papille

mit einer schlitzförmigen Oeffnung, ähnlich der an der rechten Seite des Enddarmes, sichtbar (Fig. 3 *l.no*).

Diese Papille liegt an der Spitze eines kleinen sackförmigen Gebildes, der linken Niere, von der an Totalpräparaten nur ein schmaler weißlicher Streifen sichtbar ist (Fig. 4 *ln*).

In den Horizontalschnitten erscheint die linke Niere (*ln*) immer zwischen der Hypobranchialdrüse (*h.d*) und dem Perikard (*p*); sie bildet somit die Abgrenzung des linken oberen Perikardabschnittes gegen die Mantelhöhle. Sie nähert sich in einer etwas schrägen Lage von links nach rechts ventralwärts dem Ausführungskanal der rechten Niere (Fig. 6 *ln, ac*).

Das Innere der linken Niere ist, wie Schnitte zeigen, von zahlreichen Papillen ausgekleidet. Die Papillen sind Ausstülpungen der Nierenwand in den Binnenraum der Niere; von ihnen hat die linke Niere auch den Namen „Papillarsack oder Papillargang“ erhalten.

Die linke Niere ist noch in einer gewissen Weise exkretorisch tätig; die festen Ausscheidungsprodukte, welche durch einen leichten Druck durch die schlitzförmige Oeffnung an der Spitze der linken Niere in die Mantelhöhle gepreßt werden können, zeigen zum Unterschied von den Harnausscheidungen der rechten Niere eine weißliche Farbe.

Ein eigener Ausführungskanal, wie bei der rechten Niere, ist bei der linken Niere nicht vorhanden. Die schlitzförmige Oeffnung an der linken Seite des Enddarmes führt unmittelbar in den Innenraum der Niere (Fig. 10 u. 11 *l.no*).

Jede Niere besitzt somit eine eigene Ausmündungsöffnung in die Mantelhöhle, entsprechend an der rechten und linken Seite des Enddarmes, in der Nähe der rechten und linken Kiemenwurzel.

Die Querschnitte (Fig. 14, 16, 17) sind durch den Ausführungskanal der rechten Niere gelegt. *e.d* ist der Enddarm nach seinem Austritte aus dem Perikard; von letzterem (*p*) ist der rechte obere Abschnitt getroffen, der, wie aus Fig. 20 (*rp*) ersichtlich ist, weiter nach vorn gegen die Mantelhöhle sich erstreckt als der linke obere Abschnitt (*lp*). Ventralwärts vom Enddarm liegt die linke Niere (Fig. 14, 16, 17 *ln*), erkennbar an der papillaren Auskleidung ihres Innenraumes. Die linke Niere ist durch die Mantelhöhle (*mh*) von der rechten Niere (*rn*) getrennt, und zwar von jenem Teil der rechten Niere, welcher längs des Perikards nach rückwärts zieht. Ueber der Mitteldarmschlinge (*m.d*) liegt der längs des Schalenmuskels nach vorn ziehende Nierenteil,

zwischen ihm und dem Enddarm die p. 533 besprochene Nierenhöhle und der zur rechten Nierenöffnung in die Mantelhöhle ziehende Ausführungskanal (*ac*).

Die dorsale Hälfte des Enddarmes wird von dem Ausführungskanal der rechten Niere, die ventrale Hälfte von der linken Niere umfaßt, so daß der Enddarm nach seinem Austritte aus dem Perikard von beiden Nieren resp. der linken Niere und dem Ausführungskanal der rechten Niere fast ganz umschlossen erscheint.

HALLER spricht (cf. p. 529) von einer Verbindung der beiden Nieren untereinander; nun zeigen die Querschnitte wohl eine bedeutende Annäherung der beiden Nieren aneinander, die auch in anderen Schnitten beobachtet werden kann, z. B. im Horizontalschnitt Fig. 6, in welchem der Ausführungskanal (*ac*) und die linke Niere (*ln*) unmittelbar aneinander grenzen, so daß man irgend eine Kommunikation zwischen beiden Nieren erwarten könnte. Eine Kommunikation kann aber nirgends gefunden werden, mögen die Schnitte in noch so verschiedenen Richtungen geführt werden; die beiden Nieren von *Haliotis* stehen somit in keiner Verbindung miteinander.

Das bisher Mitgeteilte stimmt mit den Angaben von WEGMANN, PERRIER und v. JHERING darin überein, daß die beiden voneinander unabhängigen Nieren von *Haliotis* gesondert durch eigene Oeffnung in die Mantelhöhle ausmünden.

HALLERS Annahme, daß die rechtsseitig gelegene Oeffnung die Mündung der Genitaldrüse in die Mantelhöhle vorstellt, hat nur dem Namen nach eine Berechtigung, da, wie die übrigen Autoren annehmen, die Genitaldrüse keinen eigenen Ausführungsgang besitzt, ihre Produkte vielmehr in die rechte Niere und durch diese in die Mantelhöhle geleitet werden; die rechte Niere wird dann zugleich als Leitungsweg für die Geschlechtsprodukte benützt.

HALLER spricht aber doch von einer eigenen Genitalpapille, welche zwischen rechter Afterdarmwand und rechter Kieme mit der Hypobranchialdrüse zusammenhängt.

An dieser Stelle liegt kein anderes Gebilde als die Papille der rechten Nierenöffnung, die in derselben Begrenzung zwischen Afterdarmwand und rechter Kieme nur zum Ausführungskanal der rechten Niere führt.

HALLER hat ferner angenommen, daß von den Sammelgängen der rechten Niere eine Urinkammer oder ein Verbindungskanal zum Papillargang führt. PERRIER hat nachgewiesen, daß diese Verbindung nicht existiert.

Dieser Kanal kann auch nicht existieren, wie ihn HALLER abbildet, nämlich als Verbindung der rechten Niere mit dem Papillargang; denn der Papillargang ist die linke Niere selbst, und zwischen ihr und der rechten Niere besteht, wie schon angegeben wurde, kein Zusammenhang.

Außerdem läßt HALLER von dem gleichen Kanal kurz vor seiner Einmündung in den Papillargang einen Trichtergang zum Perikard abzweigen; dann würden, der Papillargang als linke Niere aufgefaßt, beide Nieren durch einen und denselben Trichtergang mit dem Perikard kommunizieren. Der von HALLER beobachtete Kanal ist in Wirklichkeit nichts anderes als der Ausleitungskanal der rechten Niere, der zwar der linken Niere dicht anliegt, aber nicht mit ihr kommuniziert.

### III. Der Renoperikardialgang der linken Niere.

Wie schon PERRIER des genaueren angegeben hat, steht die linke Niere von *Haliotis* durch einen bei großen Individuen ca. 2 mm langen Trichtergang mit dem Perikard in Verbindung.

In Horizontal- und Paramedianschnitten ist dieser Trichtergang leicht zu finden. Der Horizontalschnitt Fig. 7 ist in der Region der Mitteldarmschlingen (*m.d*), der Paramedianschnitt Fig. 11 durch den Enddarm (*e.d*) und das Herz (*v*) geführt. In Fig. 7 liegt die linke Niere (*l.n*) zwischen Hypobranchialdrüse (*h.d*) und Perikard (*p*), in Fig. 11 zwischen Enddarm und dem ventralen Teil der Mantelhöhle (*mh*). In beiden Schnitten erscheint der Trichtergang (*l.r.g*) als ein breiter, ziemlich tief in den Innenraum der Niere hineinragender Kanal; er liegt in der der rechten Niere zugewendeten Seitenwand und verläuft in einer schwachen Krümmung von links nach rechts horizontal, fast parallel zur Längsachse des Körpers gegen die äußere Nierenmündung (Fig. 11 *l.no*); seine Einmündung ins Perikard ist trichterförmig, die Trichtermündung selbst liegt in der Nähe der Austrittsstelle des Enddarmes aus dem Perikard und des Ausführungskanales der rechten Niere (Fig. 7 *tr*).

Die Querschnitte Fig. 12 und 13 sind durch den Enddarm (*e.d*) in seinem Verlaufe durch das Perikard (*p*), Fig. 14–17 durch den Enddarm bei und nach seiner Austrittsstelle aus dem Perikard gelegt. An den Querschnitten Fig. 13 und 15 beobachtet man in der der rechten Niere gegenüberliegenden linken Nierenwand in

naher Angrenzung an den Hohlraum, welcher der rechten Nieren-drüse vorgelagert ist, eine ovale Oeffnung (*l.rg*), welche in Fig. 12 (*l.tr*) trichterförmig in die Perikardhöhle (*p*), in Fig. 14 in das Innere der linken Niere sich erschließt (*i.o*). Die ovale Oeffnung (Fig. 13 *l.rg*) ist der Querschnitt des linken Renoperikardialganges, der die Verbindung zwischen dem Innenraum der linken Niere und dem Perikard vermittelt.

HALLER nimmt nur eine Niere (= rechte Niere) an, die nach seinen Darlegungen insofern mit dem Perikard in Verbindung steht, als von einem Kanal, der, wie bereits im Vorhergehenden erwähnt wurde, zwischen Niere und Papillargang liegt, kurz vor seiner Einmündung in den Papillargang ein Trichtergang mit Trichtermündung ins Perikard abzweigt.

Da, wie früher p. 536 angenommen wurde, der Verbindungskanal zwischen rechter Niere und Papillargang nur dem Ausführungskanal der rechten Niere entsprechen kann, so müßte auch von diesem der von HALLER angenommene Trichtergang abzweigen, was sich aber in keiner Weise bestätigen läßt. Nun verlegt aber HALLER die Trichtermündung in die Nähe der Austrittsstelle des Enddarmes aus dem Perikard, und diese Mündung ist auch tatsächlich vorhanden, aber als Einmündung des linken Renoperikardialganges; dann kann der Trichtergang nichts anderes sein als der Renoperikardialgang der linken Niere selbst.

Wird nämlich die Perikardhöhle dorsal geöffnet (Fig. 4), der rechte Vorhof und der Enddarm aus dem Perikard entfernt, so wird neben der Austrittsstelle des Enddarmes (*a.ed*) in der Perikardwand die Oeffnung eines gegen die Kiemenhöhle ziehenden Kanales sichtbar (Fig. 4 *l.p*).

Da nun der Ausführungskanal der rechten Niere dem Perikard vorgelagert ist, gewinnt es leicht den Anschein, als ob der Kanal aus dem Perikard zum Ausführungskanal der rechten Niere verlaufe. An dieser Stelle ist aber eine Kommunikation des Ausführungskanals mit dem Perikard nicht nachzuweisen.

Vergleicht man schließlich diesen Befund mit den Horizontalschnitten Fig. 7 und 11, so ergibt sich kein anderer Schluß als der, daß die in der Perikardwand neben der Austrittsstelle des Enddarmes gelegene Oeffnung der Mündung der linken Niere ins Perikard entspricht.

Somit besitzt die linke Niere von *Haliotis*, wie schon von PERRIER angenommen und von HALLER gesehen wurde, außer der

Mündung in die Mantelhöhle noch einen Trichtergang mit Mündung ins Perikard.

Das Resultat der bisherigen Untersuchungen ist daher:

Die zwei voneinander vollkommen unabhängigen Nieren von *Haliotis* münden gesondert in die Mantelhöhle; die rudimentäre linke Niere besitzt einen Renoperikardialgang.

#### IV. Beziehungen zwischen Perikard, rechter Niere und Gonade.

Die Ausdehnung der Perikardhöhle wird an Totalpräparaten durch die Lage der beiden Nieren und durch die Ein- und Austrittsstelle des Enddarmes bestimmt. Die rechtsseitige Wandung der Perikardhöhle, sowie die rückwärtige mit der Eintrittsstelle des Enddarmes grenzt an jenen Teil der rechten Niere, der an der linken Seite der Verdauungsdrüse nach rückwärts verstreicht (Fig. 4 *r.nh*). Dem vorderen Abschnitte der Perikardhöhle ist links von der Austrittsstelle des Enddarmes die linke Niere (Fig. 4 *l.n*), rechts der Ausführungskanal der rechten Niere vorgelagert (Fig. 2 *ac*).

Die beiden Vorhöfe kommunizieren mit den Branchialvenen. Die rechte Kieme ist bedeutend kürzer als die linke. Die Asymmetrie der beiden Kiemen bedingt eine gewisse Asymmetrie in der Lage der Vorhöfe; zur Erreichung der Kommunikation mit der rechten Branchialvene ist der rechte Vorhof und dementsprechend auch der rechte obere Perikardabschnitt (Fig. 20 *rp*), der letztere in Form einer schmalen Ausbuchtung, zum Teil noch über dem Ausführungsgang der rechten Niere verlagert. Daher erscheint in den Querschnittsbildern Fig. 14—17 der rechte obere Perikardabschnitt mit dem Vorhof (*p*) über dem Nierenausführungsgang (*ac*). Beide können in den aufeinander folgenden Schnitten bis zur rechten Kiemenwurzel, also bis zur Kommunikation des Vorhofes mit der rechten Branchialvene verfolgt werden.

Die Querschnitte sind durch den Nierenausführungsgang gelegt; es sind dieselben, welche bei der Besprechung des Renoperikardialganges der linken Niere (cf. p. 536) vorlagen.

Für die folgenden Besprechungen kommen von den Organen, die in den Querschnitten sichtbar sind, besonders in Betracht: der rechte obere Perikardabschnitt mit dem rechten Vorhof (*p*); der rechts davon liegende rechte Nephridialsack resp. die Er-



weiterung des Hohlraumes des Nephridialsackes zu der oben p. 533 besprochenen größeren Nierenhöhle (*nh*), die als Sammelbecken dient, und die der drüsigen Nierenwand anliegende Gonade (*g*).

In der stark muskulösen Grenz wand zwischen Perikard und Nephridialsack liegt in der Nähe des Vorhofes und in geringer Entfernung von der dorsalen Körperwand ein ovaler Spalt (Fig. 14 *rg*), ähnlich dem Querschnitte des linken Renoperikardialganges (Fig. 13 *lrg*). Ein zweiter Querschnitt (Fig. 15), der weiter nach hinten liegt, zeigt, daß dieser Spalt sich in die Perikardhöhle öffnet (Fig. 15 *ro*); in anderen, weiter nach vorn gegen die Kiemenwurzel zu geführten Schnitten (Fig. 14) ist der Spalt zunächst durch eine Querwand von einem Hohlraum (*gg*) getrennt, der von der Gonade her über die Nierenhöhle zieht und als ein Teil des später zu besprechenden Ausführungsganges der Gonade zu betrachten ist.

In Fig. 16 ist diese Querwand durchbrochen, Spalt und Hohlraum kommunizieren miteinander, so daß anscheinend ein einziger langer Kanal von der Gonade her über die Nierenhöhle vordringt. In dieser Gestalt liegt der Kanal über der Ausmündungsstelle der Nierenhöhle in den Ausführungsgang. In Fig. 17 (*mg*) öffnen sich Spalt und Hohlraum gemeinsam in die Nierenhöhle.

Der eben besprochene Spalt zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit den Querschnittsbildern des linken Renoperikardialganges (Fig. 15 *lrg*), über welchem er in etwas rechtsseitiger Lage erscheint; er hat fast die gleiche Weite und zieht anscheinend in gleicher Richtung wie dieser nach vorn. Die einzelnen Querschnitte von diesem Spalt ergeben im ganzen einen kurzen Kanal in der Wandung zwischen dem rechten oberen Perikardabschnitt und dem angrenzenden rechten Nephridialsack; er vermittelt eine Kommunikation zwischen rechter Niere und Perikard, ist somit als Renoperikardialgang der rechten Niere aufzufassen.

Auffallend ist, daß der rechte Renoperikardialgang sich nicht direkt in die Nierenhöhle öffnet, sondern zuerst mit dem schon öfter erwähnten Hohlraum kommuniziert (Fig. 16 *rg*). Dieser Hohlraum steht in Beziehung zur Gonade.

Die eine unpaare Gonade liegt im Eingeweidesack; sie breitet sich zu beiden Seiten des Schalenmuskels und vom hinteren Abschlusse desselben bis über das Caecum aus. An der linken Seite des Schalenmuskels liegt sie in steter Angrenzung an die rechte Niere und erstreckt sich fast bis zum vorderen Abschluß des Schalenmuskels; den rechten Rand des Schalenmuskels umgreift

sie in Form eines konischen Divertikels. Vom Schalenmuskel nach rückwärts überdeckt sie die Leber in einer vom linken Rande des Schalenmuskels bis zum Caecum verlaufenden schrägen Linie. Zur Zeit der Geschlechtsreife ist fast die ganze Leber von der Gonade überwuchert (Fig. 25 *g*).

Die Gonade erscheint in allen Schnitten wie die rechte Niere als ein sackförmiges Gebilde, dessen Wandung von einem stark entwickelten drüsigen Beleg, dem Keimlager, ausgekleidet ist.

An der Färbung des Keimlagers ist das Geschlecht von *Haliotis* leicht zu erkennen. Das männliche Keimlager zeigt eine mehr minder milchweiße, das weibliche eine dunkelgrüne Färbung.

Bei Durchsicht vollständiger Schnittserien, seien es nun Quer- oder Paramedianschnitte, findet man, daß über dem Keimlager ein Hohlraum von größerer oder geringerer Ausdehnung liegt, so in den Querschnitten Fig. 14–17 (*gg*) und im Paramedianschnitt Fig. 19a (*gh*). Seine größte Ausdehnung erreicht der Hohlraum in Querschnitten, die durch den Ausführungsgang und die Nierenhöhle geführt sind. In solchen Schnitten erstreckt er sich in quерem Verlauf über der Nierenhöhle und fast über der ganzen Gonade (Fig. 16, 17 *gg*). In den Schnitten weiter nach rückwärts tritt er von der Nierenhöhle über die Gonade zurück, verschmälert sich mehr und mehr und kann als eine immer enger werdende Rinne bis zum Caecum verfolgt werden (Fig. 25 *gh*).

Auch in den Querschnitten vor Fig. 17 ist der Hohlraum wie ein schmaler Kanal über der Gonade verlagert. In den vordersten Partien geht er schließlich in die Höhlung des Gonadensackes über; in diesem Teil ist nur die der rechten Nierendrüse anliegende Wand des Gonadensackes vom Keimepithel ausgekleidet.

In den aufeinander folgenden Paramedianschnitten vom Schalenmuskel gegen das Perikard ist dieser Hohlraum ebenfalls über der Gonade und der rechten Nierendrüse in verschiedener Ausdehnung verlagert und beschränkt sich schließlich auf den Raum über der Nierenhöhle (Fig. 19a *gh*); dann formt er sich in dieser Lage in einen Kanal um (Fig. 19b u. c, *gg*), der sich über der Nierenhöhle bis zu ihrem Uebergang in den Ausführungskanal hinzieht.

Dieser Hohlraum kann nur ein Teil der Höhlung des Gonadensackes sein. Er zieht somit (Fig. 25 Schema) von den vordersten Partien der Gonade längs der Seitenränder des Schalenmuskels nach rückwärts, breitet sich hinter dem Schalenmuskel über den

größten Teil der Gonade aus, verengt sich dann gegen die Medianlinie der Drüse und verläuft etwa in dieser Medianlinie in Form einer schmalen Rinne bis zum Caecum. Von der Vereinigungsstelle der beiden Nierenlappen an geht er in einen quer über die Nierenhöhle verlaufenden Gang von fast konstanter Weite über und kann in dieser Gestalt bis über dem Uebergang der Nierenhöhle in den Nierenausführungsgang verfolgt werden (Fig. 25 *gg*).

Einer der ersten Horizontalschnitte durch die Vereinigungsstelle der beiden Nierenlappen und der darüber sich ausbreitenden Gonadenhöhle (Fig. 8) gibt den Durchschnitt eines Kanales (*gg*), der seinen Ursprung aus der Gonadenhöhle nimmt und in quерem Verlauf gegen die Nierenhöhle zieht.

Die Mehrzahl der Autoren nimmt an, daß die Geschlechtsprodukte von *Haliotis* durch die rechte Niere ausgeleitet werden, und WEGMANN und PERRIER bezeichnen die gleiche Stelle zwischen Niere und Schalenmuskel, an welcher der eben besprochene Kanal seinen Ursprung aus der Gonadenhöhle nimmt, als den Ort, wo die Geschlechtsprodukte durch einen breiten Spalt in die Niere eintreten.

An dieser Stelle ist aber keine direkte Einmündung in die Niere zu finden, vielmehr zieht von dort erst noch der Gang (*gg*), in dem wir offenbar den Geschlechtsgang der Gonade vor uns haben, über die ganze Nierenhöhle, der, wie später ausführlicher beschrieben wird, nach erfolgter Kommunikation mit dem rechten Renoperikardialgang mit diesem gemeinsam unmittelbar in die Nierenhöhle vor dem Nierenausführungsgang einmündet.

In den Querschnittbildern Fig. 14—17 ist somit der über der Nierenhöhle (*nh*) liegende Hohlraum (*gg*) der Geschlechtsgang der Gonade; er kommuniziert zunächst mit dem Renoperikardialgang der rechten Niere (Fig. 16 *rg*), worauf beide gemeinsam in die Nierenhöhle münden (Fig. 17 *mg*).

Die Perikardverbindung der rechten Niere wird durch Horizontalschnitte bestätigt. In den Horizontalschnitten erscheint der Renoperikardialgang der rechten Niere ebenso wie in den Querschnitten als ein in der Grenz wand zwischen Perikardhöhle (Fig. 18 *p*) und Nephridialsack (*ns*) liegender Spalt (Fig. 18b *rg*), der sich einerseits an der rechten Seite des Vorhofes in das Perikard (Fig. 18a *tr*), anderseits in den Nierenraum öffnet (Fig. 18c *mg*).

Schon die Querschnitte lassen erkennen, daß der Kanal gegen seine Einmündung in die Niere etwas höher liegt als gegen seine Einmündung in das Perikard; da die Horizontalschnitte gleichsam

nur Querschnitte des Kanales liefern, muß man annehmen, daß der Kanal nicht direkt horizontal, sondern in schräg aufsteigender Richtung verläuft.

Diese Annahme wird durch andere Horizontalschnitte bestätigt, die das Perikard in schräger Richtung, fast diagonal durchschneiden (Fig. 20 und 21).

In diesen Schnitten reicht der rechte obere Perikardabschnitt, rechts von der Austrittsstelle des Enddarmes aus dem Perikard, weiter nach vorn als der linke obere Perikardabschnitt, links von der Austrittsstelle des Enddarmes (*rp*, *lp*).

Von der rechten Nierendrüse sind jene Teile getroffen, welche die geräumige Nierenhöhle zwischen sich einschließen (Fig. 20 *r. nv*, *r. nh*); die Nierenhöhle ist zum Teil noch von der äußeren Bekleidungswand bedeckt und bei ihrer Einmündung in den Nierenausführungsgang (*ac*) durchschnitten; letzterer liegt quer zwischen der Mantelhöhle (*mh*) und dem oberen Perikardabschnitt.

Zwischen dem Ausführungskanal und dem längs des Perikards nach rückwärts verstreichenden Teile des Nephridialsackes liegt der rechte Renoperikardialgang (*rg*) in einer zur Längsachse des Körpers annähernd parallelen Richtung. Er ist fast seiner ganzen Länge nach getroffen; er öffnet sich trichterförmig (*tr*) ins Perikard an der rechten Seite des Vorhofes, und zwar unter dessen Vereinigung mit der rechten Kiemenvene.

Die Ausmündung in die Niere erfolgt bei *gm* in Fig. 21, aber auch hier erst, wie in den anderen Schnitten nach der Kommunikation (*co*) des Geschlechtsganges (*gg*) mit dem Renoperikardialgang.

Die verschiedenen Schnittserien bestätigen übereinstimmend, daß die rechte Niere von *Haliotis* ebenso wie die linke durch einen Renoperikardialgang mit dem Perikard in Verbindung steht.

Die Renoperikardialgänge sind fast gleich lang; sie münden beide in den rechten oberen Abschnitt der Perikardialhöhle, der rechte dorsal unter der Kommunikationsstelle des rechten Vorhofes mit der rechten Branchialvene, der linke ventral. Die rechte Trichteröffnung in das Perikard liegt in etwas schräger rechtsseitiger Richtung ungefähr über jener Stelle, an welcher sich der linke Perikardialgang in den Innenraum der linken Niere öffnet.

Es wurde schon mehrmals davon gesprochen, daß der rechte Renoperikardialgang vor seiner Einmündung in die Niere mit dem Geschlechtsgang kommuniziert.

In den Horizontalschnitten kommt diese Kommunikation weniger deutlich zum Ausdruck. Fig. 18b zeigt (in *rg*) den geschlossenen

Renoperikardialgang, Fig. 18d (in *gg*) den geschlossenen Geschlechtsgang. Die zwischenliegenden Schnitte müssen die Kommunikation des Renoperikardialganges mit dem Geschlechtsgang enthalten. Das Epithel der Nierenwand legt sich unmittelbar vor dem Renoperikardialgang scheinbar in eine vorspringende Falte, wodurch eine kleine Einbuchtung entsteht (Fig. 18b *mg*), die auch im Durchschnitte des Geschlechtsganges in seinem vorderen Teile wieder erkannt werden kann. Diese Einbuchtung muß als ein Teil des Geschlechtsganges selbst betrachtet werden, der sich gerade an dieser Stelle in die Niere öffnet, wie man aus der umgekehrten Reihenfolge der Schnitte erkennen kann. Fig. 18c (*mg*) enthält dann gleichzeitig die Kommunikation des Renoperikardial- und Geschlechtsganges und ihre gemeinsame Ausmündung in die Niere; denn die Schnitte darüber geben den geschlossenen Geschlechtsgang und die Schnitte darunter den geschlossenen Renoperikardialgang. Beide Gänge sind von gleichem Epithel ausgekleidet, daher ist eine Unterscheidung zwischen beiden schwer (Fig. 22, 23).

Die Querschnitte lassen nach der Kommunikation der beiden Gänge noch eine kurze gemeinsame Fortsetzung erwarten, bevor sie sich gemeinsam in die Niere öffnen.

In den schief geführten Horizontalschnitten (Fig. 21) zieht der rechte Renoperikardialgang (*rg*) in rechtsseitiger Wendung vom Perikard (*p*) gegen die Nierenhöhle nach vorn; er öffnet sich (bei *co*) in den Geschlechtsgang (*gg*), der zum Teil noch von der Muskulatur der äußeren Körperwand überdeckt ist, von dem aber wegen der schiefen Lage der Schnitte kein vollständiges Bild erhalten werden konnte.

Denkt man sich den Geschlechtsgang durch die punktierte Doppellinie vervollständigt, wie er, nach den Querschnitten und dem Horizontalschnitt Fig. 8 zu urteilen, über der Nierenhöhle gegen den Nierenausführungsgang zieht, so ergibt sich, daß die beiden Gänge nach ihrer Kommunikation mit einem kurzen gemeinschaftlichen Teil in einer schwachen Wendung nach links vorn ziehen (Fig. 21 *am*) und an der Uebergangsstelle der Nierenhöhle in den Ausführungsgang ausmünden (*gm*).

Dieser Lage der Kommunikations- und Mündungsstelle entsprechen auch die Horizontalschnitte, indem Fig. 18d (*gg*) den Durchschnitt des Gonadenganges, Fig. 18b (*rg*) den des Renoperikardialganges und Fig. 18c (*mg*) als ein dazwischenliegender Schnitt die Kommunikation und Mündung der beiden Gänge wiedergibt.

Wie Quer- und Horizontalschnitte erkennen lassen, liegt der

Geschlechtsgang nicht ausgesprochen horizontal, sondern er fällt in einer schwachen Krümmung nach abwärts.

Der rechte Renoperikardialgang und der Geschlechtsgang kommunizieren also miteinander und münden gemeinsam in die Niere.

Bezüglich der Perikardverbindung der beiden Nieren ergeben sich bei *Haliotis* dieselben Verhältnisse wie bei *Trochus*<sup>1)</sup>; hinsichtlich der Beziehungen des rechten Renoperikardialganges zum Geschlechtsgang stimmt *Haliotis* mit den *Fissurelliden* und *Trochiden* überein, für welche *PELSENEER* die gleichen Verhältnisse nachgewiesen hat<sup>2)</sup>.

Bei allen Exemplaren, die zur Untersuchung kamen, wurde noch eine zweite Oeffnung des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle vorgefunden.

Im Querschnitte Fig. 14, in welchem der rechte Renoperikardialgang (*rg*) von dem Geschlechtsgang (*gg*) nur durch eine Querwand getrennt erscheint, ist die dorsale Wand des Nephridialsackes, in kurzer Entfernung von der erwähnten Querwand, spaltförmig geöffnet (s. o.), wodurch eine direkte Verbindung des Gonadenganges mit der Nierenhöhle hergestellt wird. Diese Oeffnung erweitert sich anfangs in den aufeinander folgenden Schnitten, verengt sich dann wieder und kann durch sämtliche Schnitte verfolgt werden, welche die Nierenhöhle mit ihrer Ausmündung in den Nierenausführungsgang wiedergeben. In Schnitten, in welchen die Nierenhöhle mit dem Nierenausführungsgang nicht mehr in Verbindung steht, ist auch die dorsale Nierenwand gegen den Geschlechtsgang wieder geschlossen.

Nach diesen Schnitten würde also in der dorsalen Nierenwand, wie sie die Nierenhöhle überdeckt, etwa in der Breite der Ausmündung in den Nierenausführungsgang eine rundliche Oeffnung liegen, welche eine direkte Kommunikation zwischen Geschlechtsgang und Nierenhöhle vermittelt. Da schon früher von einer derartigen Kommunikation des Geschlechtsganges, und zwar nach seiner Einmündung in den rechten Renoperikardialgang, gesprochen wurde, liegt die Annahme nicht fern, daß hier Artefakte vorliegen könnten. Die Paramedianschnitte Fig. 19 bestätigen aber das Vorhandensein dieser zweiten Oeffnung.

Der Paramedianschnitt Fig. 19a ist längs des linken Schalenmuskelrandes, vor der Vereinigung des vorderen und hinteren

---

1) *PELSENEER* (8) l. c. p. 53.

2) *PELSENEER* (8) l. c. p. 44, 53.

Nierenlappens, somit bereits durch die Nierenhöhle (*nh*) gelegt; über der Nierenhöhle breitet sich die Gonadenhöhle (*gh*) aus. In den nach links gegen das Perikard zu folgenden Schnitten (Fig. 19b—d) ist in dem kleinen Hohlraum (*gg*) über der Nierenhöhle der Durchschnitt des Gonadenganges gegeben, und in Fig. 19d öffnet sich der Geschlechtsgang (bei *og*) unmittelbar in die Nierenhöhle. Ein Vergleich der Quer- und Paramedianschnitte bezüglich der Lage dieser Oeffnungen läßt erkennen, daß eine und dieselbe Oeffnung vorliegt.

Der Annahme, daß die in Fig. 19a vorliegende Oeffnung der erst besprochenen Kommunikation des Geschlechtsganges mit der Nierenhöhle identisch sein könnte, widerspricht einerseits die Lage des Schnittes; denn die eigentliche Geschlechtsöffnung liegt über der Ursprungsstelle des Nierenausführungsganges aus der Nierenhöhle, der Paramedianschnitt Fig. 19d liegt aber mehr gegen die Mitte der Nierenhöhle; anderseits widerspricht der Annahme die Größe der Oeffnung und außerdem müßte in den nächstfolgenden Schnitten zugleich der Durchschnitt des Renoperikardialganges zu finden sein, da dieser gemeinsam mit dem Gonadengang in die Nierenhöhle sich öffnet. Letztere Durchschnitte sind aber erst nach einer größeren Anzahl von Schnitten zu treffen.

In gleicher Weise liefern auch die Horizontalschnitte (Fig. 18) den Beweis für das Vorhandensein der zweiten Oeffnung des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle.

Die auf Fig. 18c, in welcher Gonaden- und Renoperikardialgang gemeinsam münden, in aufsteigender Folge geführten Schnitte ergeben zunächst den geschlossenen Gonadengang (*gg*), der sich (Fig. 18e *go*) zum zweitenmal in die Nierenhöhle öffnet; in den weiter folgenden Schnitten ist der Gonadengang wieder geschlossen.

Man kann wohl annehmen, daß die ursprüngliche Mündung des Geschlechtsganges über der Ursprungsstelle des Nierenausführungsganges aus der Nierenhöhle nicht weit genug ist oder war, um die Geschlechtsprodukte in der Anzahl, wie sie zur Entwicklung gelangen, auszuleiten, und daß sich infolgedessen sekundär vor der Kommunikation des Renoperikardial- und Geschlechtsganges eine zweite größere Oeffnung gebildet hat, durch welche eine weit größere Anzahl von Geschlechtsprodukten in die weite Nierenhöhle und aus dieser in den Nierenausführungsgang gelangen kann.

Diese zweite Oeffnung wurde auch bei Exemplaren gefunden, bei welchen Geschlechtsprodukte weder in der Gonadenhöhle oder dem Geschlechtsgang noch in der Niere zu sehen waren.

Nicht unmöglich erscheint es, daß WEGMANN und PERRIER diese zweite Oeffnung als jene Stelle auffassen, an welcher nach ihrer Darlegung die Geschlechtsprodukte in die Niere geleitet werden, da sie von einem Spalte als Ausleitungsstelle der Geschlechtsprodukte zwischen rechter Niere und Schalenmuskel sprechen und die zweite Oeffnung von dem Spalte, der identisch ist mit dem Ursprunge des Geschlechtsganges aus der Gonadenhöhle, in nicht zu großer Entfernung liegt.

Der rechte Renoperikardialgang und der Geschlechtsgang sind von gleichem Epithel ausgekleidet (Fig. 24 *rg, gg*). Es zeigt den gleichen Charakter wie das hohe Epithel der Nierenwand (Fig. 23, Fig. 24 *c.nw*).

Die Gonadenhöhle selbst ist wie das Perikard von flachem Epithel ausgekleidet; auch der Geschlechtsgang zeigt größtenteils das gleiche flache Epithel bis zu seinem Verlaufe über der Nierenhöhle, dort geht das flache Epithel unvermittelt in hohes Epithel über (Fig. 24 *fg*).

Ebenso findet sich an der Kommunikationsstelle zwischen rechtem Renoperikardial- und Gonadengang das gleiche hohe Epithel als Auskleidung (Fig. 24 *co*). An der Mündung des rechten Renoperikardialganges in das Perikard geht das hohe Epithel wieder unvermittelt in das flache Epithel über, mit welchem auch das Perikard ausgekleidet ist (Fig. 22 *fp*).

Die Untersuchungen ergeben somit folgende Resultate (Schema Fig. 25):

Die zwei Nieren von *Haliotis* stehen in keiner Verbindung miteinander; sie münden gesondert in die Mantelhöhle aus, wie dies auch schon v. JHERING, WEGMANN und PERRIER angeben.

Die Mündungspapille der rudimentären linken Niere liegt an der linken Seite des Rectums; ein eigener Ausführungskanal, wie er bei der rechten Niere sich findet, ist hier nicht vorhanden.

Die linke Niere steht außerdem durch einen Renoperikardialgang mit dem Perikard in Verbindung.

Die rechte Niere mündet an der rechten Seite des Rectums in die Mantelhöhle; sie erscheint in 2 Lappen von Dreiecksform gegliedert, von denen der eine längs des Schalenmuskels nach vorn zieht, der andere sich gegen das Perikard vorwölbt und längs desselben nach rückwärts verläuft. Am hinteren Abschlusse des Schalenmuskels gehen beide Lappen ineinander über. Zwischen den beiden Lappen und ihrer Vereinigungsstelle liegt ein größerer Hohlraum, eine Nierenhöhle, die gewissermaßen ein Sammelbecken



für die von der Niere ausgeschiedenen Produkte darstellt; dieses Sammelbecken mündet in einen eigenen Ausführungskanal, der an der Grenze zwischen Mantelhöhle und Perikard verläuft und durch den die Ausscheidungsprodukte direkt zur Mündungspapille an der rechten Seite des Rectums geleitet werden. Zugleich dient dieser Ausführungskanal als Leitungsweg für die in die Niere entleerten Geschlechtsprodukte.

Die rechte Niere steht ebenso wie die linke durch einen Trichtergang mit dem Perikard in Verbindung.

Der Renoperikardialgang der rechten Niere öffnet sich in den rechten oberen Abschnitt der Perikardhöhle; er nimmt eine zur Längsachse fast parallele Lage ein und mündet gemeinsam mit dem Geschlechtsgang in die Niere.

Die Gonade besitzt einen eigenen Geschlechtsgang, der vom Schalenmuskel in etwas schräger Lage über der Nierenhöhle gegen den Ausführungskanal der rechten Niere zieht, zuerst mit dem Renoperikardialgang der rechten Niere kommuniziert und mit diesem in den Ausführungskanal, an dessen Ursprungsstelle aus dem oben erwähnten Sammelbecken mündet.

Die Beziehungen zwischen Perikard, rechter Niere und Gonade sind somit bei *Haliotis* die gleichen, wie sie PELSENEER für die *Fissurelliden* und *Trochiden* nachgewiesen hat.

Bei *Haliotis* besteht aber noch eine zweite Verbindung zwischen dem Geschlechtsgang und der rechten Niere. Dieselbe befindet sich vor der eben erwähnten Kommunikation des Geschlechtsganges mit dem rechten Renoperikardialgang.

Bezüglich dieser zweiten Verbindung ergibt sich eine Uebereinstimmung zwischen *Haliotis* und *Parmophorus intermedius*. MAX TOBLER<sup>1)</sup> hat für *Parmophorus* ebenfalls eine zweite Mündung des Gonadenganges in die Niere nachgewiesen.

---

1) 10, l. c. p. 264 f.

### Literatur.

- 1) FEIDER, B. J., De Halyotidum structura. Diss. inaug. Halae, 1814.
- 2) CUVIER, G., Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, Paris 1817.
- 3) v. JHERING, H., Zur Morphologie der Nieren der sogenannten Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
- 4) SPENGEL, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. (Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus.) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
- 5) WEGMANN, H., Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. de Zool. expér. et générale, Sér. 2, T. II, 1884.
- 6) HALLER, B., Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1886.
- 7) PERRIER-RÉMY, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Scienc. natur., Sér. 7, T. VIII, 1890.
- 8) PELSENEER, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. couronnés et Mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. roy. de Belgique, T. LVII, 1899.
- 9) HALLER, B., Betrachtungen über die Phylogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. Zool. Anz., Bd. XXIII, No. 607 und 612, 1900.
- 10) TOBLER, MAX, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius REEVE. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVI, 1901.
- 11) TOTZAUER, ROB. J., Nieren- und Gonadenverhältnisse von Haliotis. Zool. Anz., Bd. XXV, No. 673/674, 1902.
- 12) FLEURE, H. J., Notes on the relations of the kidney in Haliotis tuberculata. Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S. Vol. XLVI, London 1903.

### Erklärung der Abbildungen.

Allgemein geltende Bezeichnungen:

*bl* Blutraum  
*ed* Enddarm  
*es* Eingeweidesack  
*md* Mitteldarm  
*g* Gonade  
*hd* Hypobranchialdrüse  
*l* Leber  
*m* Mantel  
*mh* Mantelhöhle  
*ms* Mantelschlitz  
*ns* Nephridialsack  
*rn* rechte Niere

*rn.v* vorderer Nierenlappen  
*rn.h* hinterer Nierenlappen  
*ln* linke Niere  
*rk* rechte Kieme  
*lk* linke Kieme  
*p* Perikard  
*ph* Perikardhöhle  
*v* Herz  
*rv* rechter Vorhof  
*lv* linker Vorhof  
*sm* Schalenmuskel

## Tafel XXI.

Fig. 1. Totalpräparat. Schematische Lage der Eingeweide nach Entfernung der Nieren und der Mantelhöhle mit dem pallialen Organkomplex (nach WEGMANN), überdeckt von der Schale (schemat.). *s* Schale mit ihrer Windung *sw*, *sl* Schalenlöcher, *o* Oesophagus, *m* Magen, *as* Ausmündung des Enddarmes in die Mantelhöhle.

Fig. 2. Totalpräparat. Mantelhöhle dorsal geöffnet. *rnv* vorderer Nierenlappen, *rnh* hinterer Nierenlappen (schematisch), *vs* Vereinigungsstelle der beiden Nierenlappen, *r.no* Ausmündungspapille der rechten Niere in die Mantelhöhle, *ac* Ausführungskanal der rechten Niere.

Fig. 3. Totalpräparat. Mantelhöhle ventral geöffnet. *l.no* Mündungspapille der linken Niere in die Mantelhöhle.

Fig. 4. Totalpräparat mit geöffneter Perikardhöhle. *a.ed* Austrittsstelle des Enddarmes aus dem Perikard, *lp* Oeffnung des linken Renoperikardialganges in das Perikard, *m.hd* Mantel mit Hypobranchialdrüse.

Fig. 5—10. Horizontalschnitte.

Fig. 5. *ng* Nierenangang, *nh* Nierenhöhle, *am* Ausmündung der Nierenhöhle in den Ausführungskanal *ac*.

Fig. 6. Nahe Angrenzung des Ausführungskanales *ac* der rechten Niere an die linke Niere *ln*, *bl* Blutraum.

Fig. 7. Der linke Renoperikardialgang (*lrg*) mit seiner Trichtermündung (*tr*) in das Perikard und seiner Oeffnung (*io*) in das Innere der linken Niere.

Fig. 8. *gg* Geschlechtsgang, *gh* Gonadenhöhle, *ns* Nephridialsack.

## Tafel XXII.

Fig. 9. *r.no* Ausmündung des Ausführungskanales (*ac*) der rechten Niere in die Mantelhöhle.

Fig. 10. *l.no* Ausmündung der linken Niere in die Mantelhöhle, *pd* Perikarddrüse.

Fig. 11. Paramedianschnitt. Der linke Renoperikardialgang (*lrg*) mit seiner Trichtermündung (*lp*) in das Perikard und seiner Oeffnung (*io*) in das Innere der linken Niere. *l.no* Ausmündung der linken Niere in die Mantelhöhle.

Fig. 12—17. Querschnitte.

Fig. 12. *l.tr* Trichtermündung des linken Renoperikardialganges in das Perikard.

Fig. 13. *lrg* linker Renoperikardialgang.

Fig. 14. *io* Oeffnung des linken Renoperikardialganges in das Innere der linken Niere, *rg* Renoperikardialgang der rechten Niere, *gg* Geschlechtsgang, *so* zweite Oeffnung des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle (*nh*), *ac* Ausführungskanal der rechten Niere.

Fig. 15. *ro* Oeffnung des Renoperikardialganges der rechten Niere in das Perikard.

Fig. 16. *rg* Kommunikation des Renoperikardialganges mit dem Geschlechtsgang (*gg*).

## Tafel XXIII.

Fig. 17. *mg* gemeinsame Mündung des rechten Renoperikardialganges und des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle.

Fig. 18a—e. Horizontalschnitte.

Fig. 18a. *rg* rechter Renoperikardialgang mit seiner Mündung (*tr*) ins Perikard.

Fig. 18b. *rg* rechter Renoperikardialgang.

Fig. 18c. *mg* gemeinsame Mündung des rechten Renoperikardialganges und des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle.

Fig. 18d. *gg* Geschlechtsgang, *go* beginnende Oeffnung desselben in die Nierenhöhle.

Fig. 18e. *go* zweite Oeffnung des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle.

Fig. 19a—d. Paramedianschnitte.

Fig. 19a. *gh* die über der Nierenhöhle (*nh*) liegende Gonadenhöhle.

Fig. 19b und c. *gg* Geschlechtsgang.

Fig. 19d. *og* Oeffnung des Geschlechtsganges in die Nierenhöhle.

Fig. 20 und 21. Schnitte fast diagonal durch das Perikard.

Fig. 20. *lp* linker oberer Perikardabschnitt, *rp* rechter oberer Perikardabschnitt, *pd* Perikarddrüse, *rg* Renoperikardialgang der rechten Niere, *tr* seine Mündung ins Perikard, *co* Kommunikationsstelle des Renoperikardial- und Geschlechtsganges (*gg*).

Fig. 21. *am* gemeinsame Fortsetzung des Renoperikardial- und Geschlechtsganges, *gm* ihre gemeinsame Ausmündung an der Uebergangsstelle der Nierenhöhle in den Ausführungskanal.

Fig. 22 und 23. Horizontalschnitte. *enw* Epithel der Nierenwand, *fp* flaches Epithel der Perikardwand.

Fig. 24. Querschnitt durch den Renoperikardialgang und den Geschlechtsgang. *enw* Epithel der Nierenwand, *f.g* Epithel des Geschlechtsganges.

Fig. 25. Schematische Darstellung der Ausmündung der beiden Nieren in die Mantelhöhle *r.no* und *l.no*, *lp* Trichtermündung des linken Renoperikardialganges in das Perikard, *io* Oeffnung des linken Renoperikardialganges in das Innere der Niere, *rp* rechter Renoperikardialgang mit Trichtermündung in das Perikard, *go* Ausmündung des rechten Renoperikardialganges und des Geschlechtsganges (*gg*) in den Ausführungskanal (*ac*), *gh* Gonadenhöhle, *s.o* zweite Oeffnung des Gonadenganges in die Nierenhöhle (*nh*).

# Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote.

Von

Heinrich Schmidt, Jena.

Hierzu Tafel XXIV und 2 Figuren im Text.

---

Die merkwürdig gebauten, ihrer Haftfunktion so vollkommen angepaßten Zehen der Geckotiden sind verhältnismäßig spät einer eingehenden Untersuchung unterworfen worden. Die auffallenden Lamellen an der Unterseite der Zehen mit ihrem feinen Borstenbesatz waren ja längst bekannt; aber erst im Jahre 1872 untersuchte OSKAR CARTIER (3) den feineren Bau dieser Lamellen, jedoch nur so weit, als die Epidermis in Betracht kam. Einige Jahre später konnte BRAUN (1) die Haftzehen von Gecko-Embryonen (*Platydictylus facetanus*) untersuchen; auch er beschränkte sich im wesentlichen auf den histologischen Bau der Epidermis, ebenso wie später TODARO (16) und NICOLAS (10). Erst HAASE (5) wagte sich etwas tiefer hinein und sagte ein paar Worte über die Muskulatur der Zehen und ihre Funktion, sowie über zahlreiche auffallende „Lymphräume des Bindegewebes“, von denen er jedoch keine richtige Deutung geben konnte. Ausführlicher als seine Vorgänger konnte HAASE auf die ontogenetische Entstehung der Haftläppchen und besonders der Haftborsten eingehen, da ihm eine Anzahl Embryonen von *Hemidactylus mabounia* zur Verfügung stand.

Von der fruchtbaren Idee ausgehend, daß nicht die Gesamtheit der (vorwiegend integumentalen) Haftläppchen allein, sondern die ganze Zehe mit ihren Skelettteilen, ihren Muskeln, Nerven und Blutgefäßen den eigentümlichen Haftapparat der Geckopfote ausmacht, unternahm JULIUS TANDLER (15) eine genauere Untersuchung der subkutanen Organisationsverhältnisse der Geckozehe; er gab im Jahre 1903 eine ganz vortreffliche Darstellung dieser Verhältnisse bei *Ptyodactylus lobatus* und *Platydictylus annularis*, während er sich auf die feineren histologischen Verhältnisse nicht näher einließ.

Schon vor dem Erscheinen der TANDLERSchen Arbeit hatte mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor ERNST HAECKEL, einige

*Ptychozoon homalocephalum* übergeben, die er während seines Aufenthaltes in Insulinde im Winter 1900—1901 erbeutet hatte, nebst einer Anzahl von Embryonen derselben Art, die zum Teil noch von den Eihüllen umschlossen waren. Auf seinen Rat ging ich zunächst daran, die Haftzehen auf ihren anatomischen Bau hin zu untersuchen. Durch das Erscheinen der TANDLERSchen Arbeit wurde ein Teil der anatomischen Ergebnisse, zu denen ich gelangt war, schon vorweggenommen. Trotz der Vorarbeiten jedoch, die somit bereits über die Anatomie und Histologie der Geckopfote ebenso wie über die Entwicklung der Haftborsten vorlagen, war es mir möglich, die Angaben derselben in mehreren und in Hinsicht auf die Physiologie der Geckopfote bedeutungsvollen Punkten zu vervollständigen.

Mit meinen eigenen Präparaten konnte ich einige ältere vergleichen (von *Platydictylus mauritanicus* und *Hemidictylus spec.*), die mir Herr Professor FRAISSE in liebenswürdiger Weise überlassen hatte. Außerdem hielt ich mir zwei lebende *Platydictylus mauritanicus* in einem Käfig mit Glaswänden, um an ihnen die Haftwirkung ihrer Zehen studieren zu können.

Für die freundliche Ueberweisung des *Ptychozoon*materials bin ich Herrn Professor HAECKEL zu lebhaftem Dank verbunden, ebenso Herrn Professor FRAISSE für die Ueberlassung seiner Präparate.

Im folgenden teile ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit unter steter Berücksichtigung der früheren Arbeiten. Da es mir wegen der in wesentlichen Punkten offenbar weitgehenden Uebereinstimmung vorläufig überflüssig erschien, die Resultate TANDLERS mit den Verhältnissen bei *Ptychozoon homalocephalum* des genaueren in Vergleich zu setzen, so erstrecken sich meine Mitteilungen in der Hauptsache auf die histologischen Befunde; auf die anatomische Beschaffenheit des ganzen Zehenapparates nur so weit, als es für die nachfolgende Erörterung über die Physiologie der Geckopfote notwendig erscheint.

## 1. Zur Anatomie und Histologie der Geckopfote.

Die Zehen von *Ptychozoon homalocephalum* wie auch von *Platydictylus mauritanicus* sind, verglichen mit den Zehen anderer Geckotiden, von mittlerer Länge; die der vorderen Extremitäten sind annähernd gleich lang, die der hinteren Extremitäten nehmen der Reihe nach an Länge zu; die erste ist am kürzesten, die

fünfte am längsten. Ihr Umriß ist spatelförmig, indem sie distalwärts breiter werden und breit abgerundet enden. Während aber bei *Platydictylus* wie bei den meisten anderen Ascalaboten die Zehen frei sind, werden sie bei *Ptychozoon homalocephalum* durch eine Spannhaut verbunden, die etwa über zwei Drittel der Zehenlänge ausgedehnt ist und am Rand des distalen Endes der Zehen allmählich verläuft. Alle Zehen, mit Ausnahme des Daumens, besitzen hier sehr scharfe und ziemlich große Krallen; der Daumen trägt statt dessen eine kleine rundliche, nagelähnliche Platte. Die Krallen sind zurückziehbar; das Zurückziehen ist jedoch, wenigstens bei *Platydictylus* und *Ptychozoon*, nicht ein „Zurückziehen“ wie bei den Katzen, bei denen die Krallen samt der tragenden Endphalanx in tiefe Taschen auf dem Rücken der vorletzten Zehenglieder zurückfedern, sondern es ist vielmehr ein Zurückhebeln, und eine Tasche ist nicht vorhanden. HAASE betrachtet die Fähigkeit der Geckonen, ihre Krallen zurückzuziehen oder nach aufwärts zu richten, als eine „Vorkehrung, welche einen innigen Anschluß der Haftscheibe an die Standebene begünstigt“. Nach meinen Beobachtungen am lebenden *Platydictylus* kann jedoch die Unterseite der Zehe der Unterlage auch bei vorge Schlagener Kralle vollkommen aufgesetzt werden. Bei längerem Verweilen an einer Stelle werden die Krallen stets in die Unterlage eingeschlagen, und sogar an Glaswänden wird es wenigstens versucht. Die Fähigkeit zum Zurückziehen der Krallen kommt in Betracht, wenn die Krallen aus der Unterlage herausgezogen werden müssen. Bei schnellerem Ortswechsel werden sie zurückgehalten, weniger, wie mir scheint, um ihre Schärfe zu erhalten, als vielmehr deshalb, weil während schnelleren Laufens das Einschlagen und Zurückziehen der Krallen dem schnellen Vorwärtskommen hinderlich wäre, zudem aber auch bei dem Vorhandensein anderer Haftapparate unnötig ist.

Nebenbei sei bemerkt, daß wohl eine gewisse Korrelation zwischen Anzahl und Ausbildung der Krallen und der Ausbildung des übrigen Haftapparates zu bestehen scheint; über diese Vermutung zu entscheiden, muß einer vergleichenden Untersuchung vorbehalten bleiben.

FRANZ WERNER (1896) macht darauf aufmerksam, daß die primitiveren Formen der Geckotiden eine ähnliche Zehenbildung wie die übrigen Eidechsen besitzen, während verbreiterte Zehen den phyletisch jüngsten und höchstdifferenzierten Geckonen zukommen. Danach würde *Ptychozoon* zu den letzteren gehören,

worauf übrigens auch andere Eigentümlichkeiten seiner Organisation hinweisen.

Die Unterseite sämtlicher Zehen ist bei Ptychozoon wie bei *Platydictylus* in eine einzige Reihe hintereinander liegender, transversal verlaufender Hautblättchen („Lamellen“, „Haftblättchen“, „Haftlamellen“) zerklüftet, so daß es nicht richtig ist, von einer „Haftscheibe“ der Geckotiden zu sprechen, wie es hier und da geschieht. Ebenso ist es unzulässig, die ganze Zehe als einen „Haftlappen“, die Haftlappchen als „Haftballen“ zu bezeichnen, wie es z. B. TANDLER einigemal tut.

Die Haftblättchen verlaufen bei *Platydictylus mauritanicus* annähernd gerade von einem Rand der Zehe zum anderen; bei Ptychozoon dagegen verlaufen sie wellenförmig zunächst dem Rande ein wenig nach vorn, während sie in der Mitte tief zurückgebuchtet sind. Welchen Vorteil diese Zurückbuchtung (etwa den einer besseren Haftwirkung?) darbietet, ist mir nicht klar geworden; wahrscheinlich aber entspricht die Zurückbuchtung einem fortgeschritteneren Zustand, denn einestails verlaufen die proximalen Blättchen jeder Zehe, die wenig ausgebildet sind, in geradegestreckter, transversaler Richtung, andererseits zeigen auch die querverlaufenden Wülste an den Zehen der Embryonen, die sich später zu den Haftlamellen umbilden, noch einen gestreckten Verlauf.

Die mächtigste Ausbildung zeigen die Lamellen im vorderen, verbreiterten Drittel der Zehen und zwar sind etwa die Lamellen 4—7 am besten ausgebildet. Ihre transversale Ausdehnung nimmt nach der Zehenbasis zu allmählich ab und läßt einen allmählichen Uebergang in die gewöhnlichen Schuppen der Zehenunterseite erkennen. Aus diesem allmählichen Uebergang hat schon CARTIER mit Recht geschlossen, daß die Haftlamellen der Geckotiden nichts anderes als eigenartig umgebildete, in der Breite sehr ausgedehnte Schuppen darstellen. Und zwar ist sehr wahrscheinlich jede Lamelle einer einzigen Schuppe homolog, nicht etwa mehreren, reihenweise zusammengeflossenen Schuppen. Für die Schuppen-natur der Lamellen spricht ferner, wie HAASE hervorhebt, ihr histologischer Bau und ihre Entwicklung.

Die Haftblättchen sind schräg nach vorn gerichtet; in der Ruhelage, wenn die Haftfunktion nicht ausgeübt wird, oder wenn Ermüdungserscheinungen auftreten, ist jedes vordere (distale) Blättchen zum Teil von dem zurückliegenden (proximalen) Blättchen dachziegelartig bedeckt. Wie man am lebenden Tier beob-



achten kann, können die Blättchen willkürlich steil aufgerichtet werden. Wie dies geschieht, werden wir später noch zu erörtern haben. Der Zwischenraum (das Tal, die Kluft) zwischen zwei Blättchen mündet rechts und links frei nach außen.

Die palmare, der Unterlage zugekehrte Fläche der Haftlappen ist in ihrem vorderen Drittel bis zum freien Rande über mit feinen, biegsamen, äußerst gleichmäßig angeordneten „Härchen“, „Borsten“ oder „Stäbchen“ besetzt, die ein dichtes Polster bilden. Die Härchen sind mit einer starken Lupe gerade noch als solche zu erkennen; sie fühlen sich an, wie eine äußerst feine Bürste oder ein feiner Pinsel. Eine annäherungsweise Schätzung der Zahl dieser Borsten ergab, daß auf einem Haftläppchen im Durchschnitt etwa 30 000 Borsten stehen (weniger auf den vordersten und hintersten, mehr auf den mittleren Läppchen). Eine einzige Zehe hätte danach die respektable Zahl von über 200 000 solcher Haftborsten aufzuweisen. Auf diese höchst eigenartigen Bildungen, die, mit Ausnahme von *Anolius*, von dem sie BRAUN beschrieben hat, in der ganzen Wirbeltierreihe einzig und allein bei den Geckotiden vorkommen, werden wir noch ausführlicher zurückkommen müssen.

Wie man an lebenden Tieren beobachten kann, sind die Zehen der Geckotiden außerordentlich beweglich und geschmeidig; wie kleine dünne Gummiblättchen schmiegen sie sich der Unterlage und ihren Unebenheiten aufs genaueste an, biegen sich, ja rollen sich fast nach oben und hinten zurück. Das vordere Ende der Zehen kann so um seine eigene Achse gedreht sein, daß das Borstenpolster zum Teil nach oben gerichtet ist. Die ganze Zehe kann nach oben und unten umgeschlagen werden und sich so jedem Winkel der Unterlage anbequemen; auch gegenseitig sind die Zehen sehr unabhängig voneinander, so daß die eine Zehe nach oben, die daneben liegende nach unten umgeschlagen sein kann, die dritte zur Seite u. s. w.

Ueber die innere Anatomie der Zehen, besonders über die Muskeln und Blutgefäße, hat TANDLER so erschöpfende Angaben gemacht, daß ich seinem Bericht wenig mehr hinzufügen kann; doch scheint mir auch dies Wenige noch von Bedeutung zu sein.

Grund- und Mittelphalanx sind bei *Ptychozoon homalcephalum* ebenso wie bei *Platydictylus* und *Ptyodactylus* (hier nach TANDLERS Angaben) in der Mitte leicht eingeschnürt, an ihren Gelenkenden aufgetrieben. An ihrer Unterseite haben sie eine längsverlaufende Rinne für die Beugersehne, die nach unten

von einer Sehnhenscheide umhüllt ist. Bemerkenswert erscheint mir die Gelenkverbindung. Die Grundphalanx besitzt distal einen Gelenkkopf, der jedoch auf der dorsalen Seite mehr gerundet ist als auf der palmaren (oder volaren) Seite. Das proximale Ende der Mittelphalanx besitzt dagegen eine Gelenkgrube, deren Höhlung nach unten und vorn geht, nach oben und hinten dagegen geöffnet ist. Die Gelenkgrube reicht somit unten weiter zurück als oben, weil ihre Wand unten fortsatzartig nach hinten ausgezogen ist. Das Gelenk gestattet also offenbar dorsal eine viel weitere Drehung als volar, und diese eigentümliche Ausbildung scheint somit im engsten Zusammenhang zu stehen mit der Notwendigkeit des erwähnten Zurückrollens der Zehen nach oben. Weniger ausgeprägt ist dieses Verhalten am Gelenk zwischen Mittel- und Endphalanx. TANDLERS halbschematische Figur 9 läßt diese Verhältnisse an den Gelenken gut erkennen; im Text vermisste ich jedoch einen Hinweis darauf.

Mit dem Aufrollen der Zehen im Zusammenhang steht wohl auch, daß der eine Zehenstrecker (der hier eigentlich zu einem Aufwärtsbeuger der Zehen geworden ist), der Extensor brevis, mit seinem Muskelfleisch distal weit abwärts reicht und aufgebündelt als Hautmuskel endet, während der Extensor longus sehnig dem Zehenrücken entlang läuft und am Nagelglied endet. Der Extensor brevis hat offenbar die Aufgabe, nicht allein den Extensor longus in dem Abheben und Zurückbeugen der ganzen Zehe zu unterstützen, sondern auch (was häufig vorkommt!) einzelne Randpartien der Zehen von der Unterlage abzuheben. Dieser lokal beschränkte Zweck wird aber jedenfalls am besten erreicht, wenn die kontraktile Elemente in die Nähe ihrer Wirkungsstätte verlagert sind.

Die Sehne des M. flexor profundus teilt sich vor dem letzten Zehengelenk (nach TANDLERS Befunden, die ich hier HAASE gegenüber, der von einem glatten Muskel spricht, bestätigen kann) in zwei Stränge, von denen der eine zum Knochen des Nagelgliedes, der andere zur Haut geht. Dieser letztere Strang bündelt sich fächerförmig auf, und je ein Bündel teilt sich an der Verbindungsstelle zweier Haftlappchen in zwei Stränge, von denen einer die dorsale Seite des proximal gelegenen, der andere die palmare Seite des distal gelegenen Haftlappchens durchzieht.

Die Umbildung des Extensor brevis wie des Flexor profundus zu Hautmuskeln ist hier wie bei anderen Vorkommnissen als eine Anpassung an die Funktion der Zehen zu betrachten.

Wieder höchst eigenartig und bisher ohne Beispiel sind die Verhältnisse im Blutgefäßsystem der Zehen. Indem ich auch hier wiederum auf die Darstellung TANDLERS hinweise, hebe ich nur jene Befunde heraus, die für das Verständnis des Folgenden notwendig sind, und denen ich etwas hinzuzufügen habe.

HAASE konstatierte in den Haftlappen der von ihm untersuchten Exemplare das Vorkommen „zahlreicher Lymphräume, wie sie LEYDIG (1873) und KERBERT (1876) bei Reptilien zwischen der äußeren Bedeckung und der Muskulatur wahrgenommen haben“. Diese von HAASE beobachteten „Lymphräume“ sind nun in der Tat nicht Lymphräume, sondern Teile von Blutkammern, die in den Zehen unterhalb der Phalangen in großer Ausdehnung vorhanden sind.

Bei *Ptyodactylus lobatus* fand TANDLER, entsprechend der zweireihigen Anordnung der Haftlappen, zwei seitliche größere Blutkammern und eine kleinere mittlere. Bei *Platyedactylus* findet sich nur eine Kammer, entsprechend der einen Reihe von Haftlappchen, ebenso bei *Ptychozoon*. Zwischen Boden und Decke der Blutkammer sind bindegewebige Septen und Säulen ausgespannt, und zwar im peripheren Teile der Blutkammer reichlicher als im zentralen und rückwärts gelegenen Teil. Die abführenden Venen besitzen eine Ringmuskelschicht aus glatter Muskulatur, die jedenfalls darauf berechnet ist, einen raschen Verschuß der abführenden Vene und damit eine Stauung des Blutes in der Kammer herbeizuführen. Ob das Volumen der Blutkammer aktiv verringert werden kann durch die Kammerwand, die aus Bindegewebe, elastischen Fasern und glatter Muskulatur besteht, sowie durch einen (von TANDLER beschriebenen) glatten, fächerförmig aufgebündelten Muskel, der von der Decke zum Boden der Kammer verläuft, ist wahrscheinlich, aber nicht sicher erwiesen.

Während die Blutkammer bei *Platyedactylus annularis* nach TANDLERS Beschreibung im Bereich der distalsten Haftblättchen paarig entsteht und erst unter dem Nagelglied einheitlich wird, bleibt dagegen die Kammer bei *Ptychozoon homalocephalum* bis zu ihrem distalen Ende einfach und unzerteilt.

Die Blutgefäßverhältnisse der Haftlappen bei *Platyedactylus* beschreibt TANDLER folgendermaßen: „Die einzelnen Haftlappchen sind reichlich vaskularisiert; hierbei liegen gerade die größeren Venen der Cutis dicht an. Ob das in den Venen der Haftblätter enthaltene Blut auf dem Wege der Kapillaren dahin gelangt, möchte ich bezweifeln, wenn es mir auch nicht gelungen ist,

zweifellos einen direkten, also präkapillaren Uebergang von den Arterien zu den Venen festzustellen. Die Venen der einzelnen Haftblätter sammeln sich zu mächtigen Venenstämmen. In jedem Haftblättchen liegt ein solcher Venenstamm rechts und links von der Medianebene der Zehe. Entsprechend jedem Haftblättchen erhält die Blutkammer von links und rechts den Zufluß je eines starken Venenstammes, so daß sie wie doppelt gefiedert erscheint.“ Ich wage nicht zu bestreiten, daß die angegebenen Verhältnisse für *Platydictylus annularis* zutreffen; allein bei *Ptychozoon*, ebenso wie bei *Gecko verticillatus*, von dem ich ein Präparat besitze, ist es anders. Hier gibt die eine Hauptkammer der Zehe nischenartige Seitenkammern an die Haftlappchen ab, die in breitester Verbindung mit der Hauptkammer stehen und sich bis in das distale Ende der Haftlappchen erstrecken. Deutlich läßt sich das an dem Photogramm eines Längsschnittes durch das vordere Ende einer Zehe erkennen (Fig. 1). Auch in den Haftlappchen ziehen säulenartige Stränge von Bindegewebe vom Boden zur Decke herab. Sie sind jedenfalls keine Neubildungen, ebensowenig wie die Septen und Stränge in der Hauptkammer, sondern die Reste des einst in größerer Ausdehnung vorhandenen Bindegewebes unter der Haut. Und die Blutkammern sind meiner Meinung nach nichts anderes als eigenartig umgebildete Teile der Blutgefäße der Zehen. Unter diesem Gesichtspunkte ließe sich vielleicht sagen (die Richtigkeit der TANDLERSchen Angaben vorausgesetzt), daß die Umbildung der Blutgefäße in den Haftlappen bei *Platydictylus annularis* noch nicht so weit vorgeschritten sei wie bei *Ptychozoon* und *Gecko verticillatus*. Daß auch bei *Platydictylus guttatus* die Hauptblutkammer der Zehe sich in die Haftlappchen fortsetzt, ersehe ich aus HAASES Fig. 1. HAASE zeichnet dort die „Lymphräume“, die er im Text kurz bespricht, und ich bin überzeugt, daß seine „Lymphräume“ nichts anderes sind als Teile der Blutkammernischen in den Haftlappen.

So viel zur Anatomie der Geckopfote, soweit sie hier zur Vollständigkeit der TANDLERSchen Untersuchungen und zum Verständnis des Späteren zur Darstellung gebracht werden muß. Ich wende mich jetzt zur Histologie und zur Entwicklung des Haftborstenapparates, wobei ich mich namentlich mit CARTIER, BRAUN und HAASE auseinanderzusetzen habe.

Erwähnt habe ich bereits die eigenartigen „Borsten“, „Härchen“ oder „Stäbchen“, die auf der volaren Seite der vorderen Hälfte des Haftlappens in einem Polster dichtgedrängt zusammen-

stehen. Diese Borsten sind zu Büscheln vereinigt, die in regelmäßigen Reihen der äußersten Schicht der Epidermis aufsitzen. Auf dem Zehenlängsschnitt ergibt sich so ein Bild, wie es etwa eine Zahnbürste, von der Seite betrachtet, darbietet. CARTIER gibt an, daß sich einzelne dieser Büschel leicht loslösen und an ihrer Basis eine trichterförmige Aushöhlung zeigen sollen, welche auf einen kleinen konischen Zapfen der Epidermis passe. Auch gelänge es zuweilen, durch Zerzupfen einzelne Büschel im Zusammenhang mit einem kernhaltigen Teilchen der Schleimschicht zu isolieren.

CARTIER hat sich dabei sicherlich getäuscht; die Büschel, die er durch Zerzupfen erhalten hat, können so, wie er sie beschreibt, wohl aus einer neuen, noch nicht ganz fertig gebildeten und noch innerhalb der Epidermis liegenden Borstengeneration stammen, an deren Basis bis zu einem gewissen Stadium noch Zellen mit Kernen angetroffen werden, niemals aber aus der frei anstehenden, funktionierenden Generation, die an ihrem Grunde niemals Zellen mit Kernen aufweist. Auf keinem meiner Präparate habe ich ferner bemerken können, daß die Basis der Büschel eine trichterförmige Aushöhlung zeigt und mit dieser einem konischen Zapfen der Epidermis aufsitzt. Das kann schon deshalb nicht sein, weil, wie ich gleich zeigen werde, die einzelnen Härchen der Bündel der Epidermis direkt aufsitzen, aus ihr emporsteigen. Auch HAASE erklärt, „daß jedes Büschel gleichmäßig in die oberflächliche Schicht der Epidermis übergeht“.

HAASE nennt nun die Büschel „Gebilde, welche als Fortsätze der äußeren homogenen Epidermisschicht erscheinen“, und setzt hinzu: „sie stellen sich als Stäbchen dar, welche eine zarte Längsstreifung erkennen lassen, und deren freies Ende pinselartig verbreitert ist“. Die erste Angabe ist nach meinen Befunden richtig, die zweite nicht. Vielmehr fand ich (am deutlichsten auf einem abgezogenen Stückchen der Epidermis, das ich auf dem Objektträger hatte eintrocknen lassen), daß die Haarbüschel oder -pinsel schon von Grund auf aus einzelnen Haaren bestehen, die getrennt auf der äußersten Schicht der Epidermis entstehen, bündelweise geschlossen nach unten und vorn ziehen und an ihrem distalen Ende mehr und mehr auseinanderweichen (Fig. 2).

Dabei erscheint mir von größter Wichtigkeit für die Beurteilung der Funktion die Tatsache, daß jedes einzelne Härchen an seinem distalen Ende kurz nach unten umgebogen ist und somit seine winzige Endfläche (nicht Spitze!) genau der Unterlage

auflegen kann. Von der Fläche her betrachtet, sieht man daher bei hoher Einstellung nur die kleinen Endflächen der Borsten. Sie stehen ziemlich regelmäßig in annähernd quadratischen Feldern zusammengeordnet, und jedes Feld erscheint in der Regel selbst wieder in 4 (selten mehr oder weniger) kleine Feldchen eingeteilt. Diese Felder sind etwas unregelmäßig in Quer- und Längsreihen angeordnet; einzelne Längsreihen spalten sich hier und da zu zwei Reihen. Es ergibt somit die Flächenansicht ein Bild, wie ich es in Fig. 3 von einem kleinen Teile der Unterseite eines Haftlappens dargestellt habe.

Daß die einzelnen Härchen der Bündel oder Pinsel tatsächlich isoliert auf der Epidermis entspringen, ergibt sich auch aus ihrer Entstehungsweise, von der wir nachher noch zu handeln haben werden.

BRAUN sagt in seiner Arbeit über die Haftlappen an der Unterseite der Zehe bei Anolius (1882, p. 34): „Die Härchen bei Anolius sind an ihrer Basis nicht miteinander verbunden, wie es bei den Geckotiden fast überall der Fall zu sein scheint.“ Mir ist diese Bemerkung nur eine weitere Stütze für die Behauptung, daß auch bei den Geckotiden die Härchen in den Büscheln nicht miteinander in Verbindung stehen.

Proximal von den Haftborsten, die eine relativ große Länge erreichen (CARTIER gibt  $127\ \mu$  an), stehen auf der Unterseite der Haftlappen winzige Härchen in großer Menge. Auch sie entspringen isoliert auf der äußersten Schicht der Epidermis.

Unter der äußersten, härchentragenden Schicht der Epidermis liegen im volaren Teil des Haftlappens zwei Epidermisgenerationen übereinander, eine äußere, zu der auch die funktionierenden Härchen zu rechnen sind, und eine Ersatzgeneration. Auch HAASE hat nie mehr als zwei Generationen vorgefunden, während bekanntlich nach MAURER (1895) in der Oberhaut der Reptilien gleichzeitig drei Generationen, in verschiedenen Stadien der Ausbildung übereinander gelagert, bestehen können. Bei der Häutung, der Abstoßung der äußeren Epidermisgeneration, wird natürlich die äußerste Schicht mitsamt den Härchen abgeworfen, und neu-gebildete Härchen treten an die Stelle der alten.

Die Bildungsstätte der neuen Borsten befindet sich zwischen der äußeren und inneren Epidermisgeneration. Zwischen beiden liegen, in den ersten Stadien der Borstenbildung einander genähert, zwei Lagen sehr großer Zellen übereinander, die wir hier einfach als äußere und innere „Bildungszellen der Borsten“ bezeichnen

wollen. Wie die Zellen selbst, so zeichnen sich auch ihre Kerne durch ihre Größe aus, und bedeutungsvoll ist ferner die Lage der Kerne innerhalb der Bildungszellen. Die Kerne der äußeren Bildungszellen liegen an der äußeren etwas hervorgewölbten Zellgrenze, die Kerne der inneren Bildungszellen liegen an deren inneren Grenze (die Zeichnungen von CARTIER und TODARO sind in dieser Beziehung mangelhaft). Man kann mit einer gewissen Berechtigung, von der Bildungsstätte der Borsten aus gerechnet, den Teil der Zellen, welcher den Kern enthält, als ihre Peripherie bezeichnen, ihren entgegengesetzten als Basis. Die Basen der äußeren und inneren Bildungszellen wären danach einander zugekehrt.

Die Zellen beider Lagen sind auf gewissen Stadien ihrer Ausbildung, zu Beginn der Borstenbildung annähernd gleich groß, kubisch oder kurz-cylindrisch; gleich an Größe, Gestalt und sonstigem Verhalten sind auch ihre beiderseitigen Kerne; gleich, oder kaum verschieden, ist auf diesen Stadien auch ihr tinctionelles Verhalten, und nur selten (auf vorgerückteren Stadien) fand ich die Angabe von HAASE bestätigt, daß das Protoplasma der äußeren Zellen schwächer gefärbt erscheine als das Protoplasma der inneren Zellen.

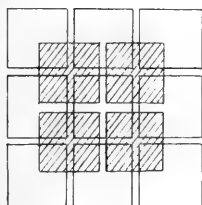


Fig. 1. Von oben.

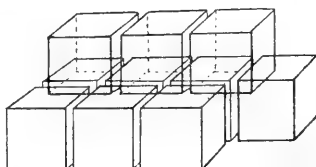


Fig. 2. Halb von der Seite.

Von großem Interesse ist das Lageverhältnis der äußeren und inneren Bildungszellen zueinander. Auf allen meinen Schnitten durch die Haftlappen von Ptychozoon, Längs- wie Querschnitten, bei Erwachsenen und bei Embryonen, ebenso auf den Präparaten des Herrn Professor FRAISSE (Platydactylus und Hemidactylus) zeigt es sich, daß ganz konstant die äußeren Bildungszellen gegen die inneren so verschoben sind, daß immer eine äußere Bildungszelle genau über 2 inneren, und eine innere genau unter 2 äußeren steht. So auf Schnitten. Quer- und Längsschnitt miteinander kombiniert, ergibt somit ein Lageverhältnis, wie es die beiden Textfiguren im Schema zeigen; jede äußere Bildungszelle steht über 4 inneren, jede innere unter 4 äußeren.

In Wirklichkeit dürften, wie sich mir aus verschiedenen Anzeichen wahrscheinlich macht, die Lagebeziehungen sich noch etwas komplizierter gestalten, sei es, daß die Zellen nicht regelmäßig vierseitig-prismatisch, sondern etwa polygonal sind, oder sei es, daß die Zellen jeder Lage für sich wieder gegeneinander etwas verschoben sein können u. s. w.

Es erscheint mir sehr merkwürdig, daß keiner der bisherigen Untersucher diese durchaus regelmäßige und sehr auffallende Lagebeziehung beobachtet hat und ich würde geneigt gewesen sein, sie etwa unter allen bisher untersuchten Arten *Ptychozoon homalocepalum* allein zuzuschreiben, wenn ich nicht auch Präparate von verschiedenen *Platydictylus*- und *Hemidictylus*-Arten hätte vergleichen können; bei diesen finden sich eben genau die gleichen Verhältnisse. Kommt aber diese konstante Lagebeziehung allen (oder doch den meisten) Geckotiden zu, woran kaum zu zweifeln ist, so sind die Figuren 1, 6, 7, 8, 9, 10 von HAASE in dieser Beziehung sämtlich falsch, ebenso die Figuren 20 und 21 von CARTIER.

In Fig. 5 seiner Arbeit bildet HAASE einen Teil der „intermediären Schicht“ aus dem hinteren Abschnitt eines Haftlappens von einem erwachsenen *Hemidictylus verruculatus* ab, in welchem Abschnitt die erwähnten kleinen Härchen gebildet werden, und hier sieht man sehr deutlich, auch an HAASES Abbildung, die Wechsellagerung der Zellen. Ebenso regelmäßig ist diese Wechsellagerung jedoch auch im vorderen Abschnitt der Lappchen, wo die Haftborsten zur Ausbildung gelangen, und hier versagen die Abbildungen von HAASE völlig, wie sich auch im Text keinerlei darauf hinzielende Bemerkung vorfindet.

Aus dieser eigentümlichen Wechsellagerung der Borstenbildungszellen erklärt sich nun manches. Zunächst die Gruppierung der Borsten zu Bündeln oder Büscheln. Jede innere Bildungszelle ist während der Ausbildung der Borsten durch diese mit 4 äußeren Bildungszellen verbunden, d. h. jede innere Bildungszelle schickt 4 Partien von Borsten ab, die zu 4 verschiedenen äußeren Bildungszellen gehen. Genauer ergibt sich das noch aus der Bildungsgeschichte der Borsten. Aus dieser Verteilung der Zellen erklärt sich ferner die beschriebene Felderung in der Anordnung der Endflächen der Borsten. Ich brauche das wohl nicht näher auseinanderzusetzen.

NICOLAS (1887, p. 413) findet, daß in der Regel einer inneren Zelle 2 Büschel, einer äußeren 3 Büschel entsprechen. HAASE



hält diese Beziehungen „nicht für konstant, namentlich nicht das Verhalten der Büschel zu den äußeren Zellen“. S. 25 seiner Arbeit bemerkt er dann, es vereinigten sich meist die Härchen, welche einer basalen (inneren) Zelle aufsitzen, zu einem Büschel. Ich muß beiden Autoren unrecht geben: man bemerkt, daß auf den Schnitten stets und in allen Entwicklungsstadien von einer inneren Zelle 2 Büschel zu 2 verschiedenen, nebeneinander liegenden äußeren Bildungszellen gehen, und umgekehrt. Stereomatisch umgedacht, ergibt das die angegebenen Verhältnisse.

HAASE beschreibt: „Die äußere Zellgrenze (der inneren Bildungszellen) ist weniger deutlich und dadurch verwischt, daß die Kutikularbildungen (die Borsten) mit ihrem basalen Abschnitt in das Protoplasma eindringen.“ Dagegen sei bemerkenswert, „daß die Kutikularbildungen nicht in das Protoplasma der äußeren Zellen eindringen, sondern sich nur gegen die Basis derselben anlegen“. Demgegenüber habe ich zu bemerken, daß ich die äußeren Zellgrenzen der inneren Zellen stets sehr deutlich gesehen habe und überhaupt Mühe hatte, die Verbindungsweise der Borsten mit den inneren Bildungszellen festzustellen. Nach seinen Zeichnungen zu urteilen, ist es CARTIER ebenso ergangen wie mir, obgleich er nichts darüber sagt. Dagegen stellte ich fest, daß die Borsten gerade in die Basis der äußeren Zellen eindringen; deren innere Zellgrenzen habe ich, mit Ausnahme auf einem Längsschnitt durch die Zehe eines Embryo, überhaupt nicht feststellen können. Immer aber habe ich auch die seitlichen Zellgrenzen der äußeren Bildungszellen bis herunter auf die inneren Bildungszellen verfolgen können, noch bei ziemlich vorgeschrittener Ausbildung der Borsten, wenn die beiden Bildungszellenlagen mehr und mehr auseinanderweichen.

Hier und da glaubte ich, an der Basis der äußeren Zellen einen „keratinisierten Saum“ wahrzunehmen; bei stärkster Vergrößerung mit Immersion löste sich jedoch dieser Saum in die Endpartien der Borsten auf, die somit direkt in das Protoplasma dieser Zellen eindringen, oder vielmehr die Basis dieser Zellen darstellen. Auch ist bei der Ablösung der alten Epidermisgeneration über den neugebildeten Borsten kein zusammenhängender Saum wahrzunehmen. Dieser Saum mag also zuweilen dadurch vorgetäuscht werden, daß die Endpartien der Borsten nur sehr schwer als distinkte Gebilde beobachtet werden können.

Was sind nun aber die „Kutikularbildungen“, die „Borsten“ oder „Härchen“ von Haus aus, in ihren ersten Anfängen?

HAASE ist der Meinung, daß die Bildungszellen der Haftborsten sogen. „Riff- oder Stachelzellen“ darstellen. Auf Schnitten durch embryonale Zehen von *Hemidactylus* sah er im vorderen Abschnitt des Haftlappens die beiden Lagen der Bildungszellen und zwischen beiden einen „ziemlich breiten hellen Saum“, der eine senkrechte Strichelung aufwies. Proximalwärts gehen diese Zellen über in rundliche Zellen, die bei starker Vergrößerung als „Riff- oder Stachelzellen“ erscheinen. Nichts anderes sind nach HAASES Meinung auch die Bildungszellen der Borsten.

Der Ausdruck „Stachel- oder Riffzellen“, der von MAX SCHULTZE (1864) unter der Vorstellung gebildet worden war, daß die einzelnen Zellen durch „Stacheln und Riffe“ ineinander greifen sollten „wie zwei mit Borsten ineinander gepreßte Bürsten“, sollte nachgerade ganz aus der Diskussion entfernt werden, nachdem wir durch HEITZMANN (1873), RANVIER (1875), FLEMMING (1879) und besonders durch die schönen „Untersuchungen über Zellverbindungen“ von SCHUBERG (1903) wissen, daß es sich nicht um Stacheln und Riffe der einzelnen Zellen handelt, sondern um Intercellularbrücken (FLEMMING), Protoplasmabrücken, Zellverbindungen, Plasmodesmen, die das Protoplasma der Zellen kontinuierlich miteinander verbinden.

In der Tat stellen nun, wie HAASE vermutete, die Haftborsten in ihren ersten Anfängen Protoplasmabrücken dar; allein außer diesen intercellulären Partien der Zellen beteiligen sich auch noch intracelluläre an der Bildung der Borsten, wie ich nachher noch zu zeigen habe.

Mit dieser Auffassung, daß die Borsten zwischen den zu trennenden Schichten der Epidermis ursprünglich als Zellverbindungen aufzufassen sind, finden nun nach meiner Meinung auch die sogen. „Häutungshärchen“ ihre Erklärung, die BRAUN (1877) im Darmtraktus von *Astacus fluviatilis* gefunden hatte, und die seitdem in der Diskussion der Häutungsprobleme eine gewisse Rolle gespielt haben. In seiner Arbeit „Zur Bedeutung der Kutikularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden“ erklärt BRAUN (p. 236): „Ich suche die Bedeutung der Häutungshärchen darin, daß sie zur mechanischen Trennung der Schichten zum mindesten beitragen, wenn sie sie nicht allein veranlassen.“ „Hätten die Härchen gar nichts mit der Häutung zu tun, so müßten sie (was nicht der Fall ist) doch wohl gleich bei der Bildung der Epidermis resp. ihrer äußeren Lage, die sie später trägt, entstehen.“ Richtig scheint mir an dieser Bemerkung, daß die Trennung der

Epidermisgenerationen bei der Häutung in den intercellulären „Häutungshärchen“, d. h. wie wir sie auffassen: in modifizierten Zellverbindungen erfolgt. Sind sie das in der Tat, dann kann die äußerste embryonale Schicht der Epidermis aus keinem anderen Grunde der „Kutikularhärchen“ ermangeln, weil ihre Zellen nicht mit anderen Zellen nach außen hin in Verbindung stehen. Insofern ist also BRAUNS Begründung seiner Auffassung der „Häutungshärchen“ nicht stichhaltig.

Schließlich erhebt sich noch die Frage, welche Zellen, ob nur die äußeren oder nur die inneren, oder beide, als die Matrices der Kutikularborsten zu betrachten sind.

CARTIER spricht in seiner ersten Studie über den feineren Bau der Epidermis bei den Geckotiden (1872) von den „beiden Matrices der zum Ersatz bestimmten Kutikularhaare“. NICOLAS (1887) behauptet, daß sich das Protoplasma der äußeren Zellen in die Härchen umwandle. Er sagt: „il me paraît incontestable que c'est dans les cellules superficielles, qui seraient d'abord très hautes et envahies progressivement de bas en haut par le kératinisation.“ HAASE endlich (1900) betrachtet die basalen (inneren) Cylinderzellen als die Matrices der Kutikularbildungen, obwohl wie er sagt, die „Riff- und Stachelfortsätze, welche diese im Anfang ihrer Entstehung darstellen, als beiden Zellenlagen zugehörig betrachtet werden müssen“. Allerdings aber konnte HAASE nicht konstatieren, „daß die inneren Cylinderzellen in dem Maße, als die Kutikularbildungen an Höhe zunehmen, niedriger wurden“.

Auf Grund meiner Befunde muß ich mich hier auf den ersten Standpunkt CARTIERS stellen, der allerdings von ihm nicht näher begründet wird und auch aus seinen Abbildungen nicht klar hervorgeht. Ich betrachte also die Zellen der inneren und äußeren Lage als die Matrices der neu zu bildenden Härchen, weshalb ich die Zellen beider Lagen schon von vornherein als „Bildungszellen der Borsten“ bezeichnet habe. Ich stütze meine Ansicht durch folgende Tatsachen:

1) gehören, wie schon HAASE hervorgehoben hat, die ersten Anfänge der Borsten als Zellverbindungen sowohl den äußeren als auch den inneren Zellen an;

2) kann man auf gewissen Stadien der Borstenbildung eine deutliche Differenzierung der Basis der äußeren Bildungszellen in einzelne Stäbchen wahrnehmen, die der Zahl der Zellverbindungen entsprechen und sich als direkte Fortsetzung derselben innerhalb der äußeren Zellen erkennen lassen;

3) wird endlich späterhin die Verbindung der Stäbchen mit den inneren Zellen eine innigere, und diese übernehmen schließlich die Ausbildung der Borsten allein.

Sind diese drei Gründe aus der direkten Beobachtung hergeleitet (vgl. die spätere Darstellung der Entwicklung), so läßt sich meine Ansicht auch noch deduktiv durch die uns schon bekannten Tatsachen stützen:

1) daß beide, die äußeren und inneren Zellen, durch die gleiche auffallende Größe ausgezeichnet sind;

2) daß ihr Protoplasma sich auf verschiedenen Stadien in tinctioneller Hinsicht gleich oder fast gleich verhält;

3) daß der Zellkern in den beiderlei Zellen die gleiche enorme Größe besitzt;

4) endlich, daß der Zellkern in den beiderlei Zellen die gleiche Lage zu den Neubildungen einnimmt.

Diese gleichartige Organisation der Zellen ist nur so zu verstehen, daß sie auch eine gleichartige Funktion zu erfüllen haben. Die Größe der Leitungszellen und ihrer Kerne steht ohne Zweifel in Zusammenhang mit ihrer vermehrten Lebenstätigkeit. Aus der relativen Größe des Zellkernes hat schon der Botaniker SACHS auf eine organisatorische Bedeutung der Zellen geschlossen, und HABERLANDT (*Physiologische Pflanzenanatomie*, 3. Aufl., p. 22) gibt diesem Schluß neue Stützen. HABERLANDT macht auch darauf aufmerksam, daß sich der Kern meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle befindet, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Das ist aber bei unseren Bildungszellen die innerste resp. äußerste (periphere) Partie, wo nach unserer Darstellung die Kerne zu finden sind. Die Bildungszellen verhalten sich etwa wie Drüsenzellen, die ja auch ihren Kern an der Peripherie besitzen. Ich erinnere endlich noch an die großen Cylinderzellen der Schmelzmembran der Zahnanlagen, besonders der Selachierhautzähne, die auf einem gewissen Stadium mit unseren Bildungszellen eine gewisse Ähnlichkeit besitzen<sup>1)</sup>, in ähnlicher Weise sich entwickeln, tätig sind und zu Grunde gehen.

Nach alledem sind also die Zellen beider Lagen als die „Bildungszellen der Borsten“ zu betrachten, nicht nur eine von ihnen, wie HAASE, NICOLAS und CARTIER (1874) wollen.

---

1) Vgl. HERTWIG, *Lehrb. d. Entw.-Gesch.*, 7. Aufl., 1902, p. 353, Fig. 346.

Versuchen wir jetzt, den Verlauf der Bildungsgeschichte der Härchen und die Schicksale ihrer Bildungszellen darzustellen, soweit es die Untersuchungen an Schnittpräparaten gestatten.

Seltsamerweise hat bis jetzt noch keiner der Untersucher die Bildungszellen in statu nascendi angetroffen, und obgleich ich eine ganze Menge von Längs- und Querschnitten verschiedener Häutungsstadien besitze, ist es auch mir nicht gelungen, im Stratum Malpighii Zellteilungen zu beobachten, aus denen etwa die Bildungszellen der Borsten hervorgehen könnten. Auf Stadien, bei denen eben die alte Epidermisgeneration abgeworfen worden ist, sieht man unter der neu zu Tage getretenen Ersatzgeneration schon deutlich die beiden Lagen neuer Bildungszellen, die durch ihre Größe, die Größe und Lage ihres Kernes, sowie durch ihre regelmäßige Wechsellagerung vor den darüber und darunter liegenden Zellen der Epidermis ausgezeichnet sind. Die Zellen der „intermediären Schicht“ (HAASE) zwischen dem Stratum Malpighii und dem Stratum lucidum, die in den proximalen Partien der Haftlappen die Lage der Bildungszellen des vorderen Abschnittes einnehmen, habe ich in ziemlich regelloser Anordnung angetroffen. Gerade an der Uebergangsstelle aber zu den Lagen der Bildungszellen scheint mir die Figur 1 von HAASE (Längsschnitt durch die Zehe eines ausgewachsenen *Platydictylus guttatus*) die Verhältnisse am allerwenigsten richtig darzustellen, indem er die äußeren Bildungszellen distalwärts rasch, fast unvermittelt vergrößert, während er die inneren eine ziemliche Strecke weit ihre geringe Größe beibehalten läßt. Meine Präparate zeigen auch hierin ein gleiches Verhalten der äußeren und inneren Bildungszellen.

Ließ sich nun auch die Entstehung der Bildungszellen nicht direkt beobachten, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß sie aus den entwicklungsfähigen Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht ihren Ursprung nehmen. Sich auf ihre gesteigerte Bildungstätigkeit vorbereitend, wachsen sie rasch zu enormer Größe heran, auch ihr Kern vergrößert sich seiner Aufgabe entsprechend und rückt in das Zentrum des energischsten Stoffwechsels.

Die ersten Stadien der Neubildung, die auf den Präparaten zu konstatieren sind, zeigen die beiden Lagen der Bildungszellen einander dicht genähert; ein trennender Zwischenraum ist nicht wahrzunehmen. Dies zeigt sowohl ein Längsschnitt durch die Zehe eines Embryos von 9 mm Kopflänge, als auch ein Querschnitt durch die Zehe eines erwachsenen *Ptychozoon* (Fig. 4). Auf einem Längsschnitt durch eine vordere Zehe desselben Em-

bryos sieht man jedoch die beiden Zellenlagen durch einen verhältnismäßig breiten Zwischenraum voneinander getrennt und ihre einander zugekehrten Zellgrenzen deutlich ausgebildet (Fig. 5). Besondere Strukturverhältnisse konnte ich in diesem Zwischenraum nicht entdecken, da ich wegen der Stärke des Schnittes (über 12  $\mu$ ) die stärksten Vergrößerungen (mit Immersion) nicht mehr anwenden konnte. An der Basis der äußeren Zellen schien hier eine homogene Kutikularschicht gebildet zu sein. Nach dem, was ich an anderen Schnitten gesehen habe, vermute ich, daß auch auf diesem Präparat schon die Anfänge der Differenzierung in „Härchen“ vorhanden waren, und daß die scheinbar homogene Basis in Wahrheit schon in die Stäbchen differenziert war, die ich als die direkte Fortsetzung der Zellverbindungen innerhalb der äußeren Bildungszellen bezeichnet habe. Ich bin aber über dieses Bild nicht ganz zur Klarheit gekommen. Die angegebene Deutung leite ich her aus Stadien, die im folgenden näher beschrieben werden sollen.

Die erste Andeutung der Bildungstätigkeit des Protoplasmas erblicke ich darin, daß die Basis der äußeren Bildungszellen stärker und gröber pigmentiert erscheint als der übrige Teil der Zelle (Fig. 4). Diesem übrigen Teil der Zelle verhält sich in der Färbung gleich das ganze Cytoplasma der inneren Bildungszellen. (Diese erscheinen in der Figur seitlich mehr oder weniger auseinandergedrängt, ein Zustand, dem ich keine Bedeutung beimessen kann.) Es läßt sich also auf diesem Stadium erkennen, daß die Basis der äußeren Zellen an der Bildung der Borsten beteiligt sein muß, bevor noch die inneren Zellen von ihrer Bildungstätigkeit etwas wahrnehmen lassen. Zellverbindungen zwischen den Bildungszellen waren nicht nachzuweisen.

Die stärkere und gröbere Pigmentierung an der Basis der äußeren Zellen erinnert übrigens, worauf ich hier nur kurz hinweisen möchte, einigermassen an die Nagelbildung bei menschlichen Embryonen, wie sie MINOT schildert, bei welcher sich die Zellen unter Bildung von Eleidin- oder Keratohyalinkörnchen („Stratum granulosum“) in Hornsubstanz umwandeln. Ähnlich dem wandelt sich nach unserer Auffassung die Basis der äußeren Bildungszellen in Hornstäbchen (Härchen oder Borsten) um. Daß dies in der Tat geschieht, zeigt ein folgendes Stadium (Fig. 6).

Die äußeren Zellen sind hier höher geworden, sie haben sich gleichsam gestreckt; ihre seitlichen Grenzen sind deutlich zu verfolgen bis herunter zu den sehr deutlich ausgeprägten äußeren

Grenzen der inneren Zellen, die nach HAASE nicht vorhanden sein sollen. Umgekehrt aber ist eine innere Grenze der äußeren Zellen nicht wahrnehmbar. Bei stärksten Vergrößerungen erkennt man jedoch zwischen äußeren und inneren Zellen einen hellen Saum, in welchem von Zelle zu Zelle gehende Protoplasmaverbindungen zu konstatieren sind. Die Basis der äußeren Zellen ist aber jetzt schon in feine Stäbchen differenziert, die als direkte Fortsetzungen der Zellverbindungen erscheinen. Diese Stäbchen sind äußerst fein, scharf und gleichmäßig; sie nehmen etwa das untere Drittel des Zellleibes ein, dessen Protoplasma gleichmäßig an die Stäbchen heranreicht. Die Endigungen der Stäbchen innerhalb der Zellen sind kaum festzustellen. Das ist begreiflich, wenn man, wie wir es tun, annimmt, daß hier die Differenzierungszone der Stäbchen liegt.

Ein ähnliches Stadium wie das hier beschriebene hatte wohl TODARO im Auge, welches er mit folgenden Worten beschrieb: „In questo stadio si vede che le setole nascono della divisione del protoplasma, e non sono formazioni cuticulari come ha preteso il CARTIER.“

Von jetzt an scheint sich ein bemerkenswerter Wechsel vorzubereiten. Auf einem Stadium, das ich dem eben beschriebenen gegenüber als ein späteres ansprechen muß (Fig. 7), gewinnen die Stäbchen engere Beziehungen zu den inneren Bildungszellen. Bei einer bestimmten Einstellung des Tubus sieht man ein Bild, wie wenn die unteren Zellen fingerförmige Fortsätze nach oben ausendeten, die in das Protoplasma der äußeren Zellen hineinreichten. Im Protoplasma lassen auch jetzt noch die beiden Zellenlagen keinen Unterschied erkennen, ebenso sind die Kerne von gleicher Lage und gleicher Tinktion; die seitlichen Zellgrenzen der äußeren Zellen sind auch jetzt noch bis zu den inneren Zellen zu verfolgen, eine Grenze nach innen fehlt.

Auf diesem Stadium ist nun auch bereits die bündelartige Gruppierung der Stäbchen zu erkennen: mit konstanter Regelmäßigkeit gehen von jeder inneren Bildungszelle 2 Bündel nach 2 äußeren Zellen. An ihrer Basis sind die Bündel etwas sammengeschnürt, so daß ein Zwischenraum zwischen 2 nebeneinander liegenden Bündeln entsteht; nach oben zu nähern sie sich und legen sich seitlich aneinander. Die Dicke der Bündel ist ohne Zweifel gleichmäßig, da ja immer genau eine Zellhälfte an der Bildung eines Bündels beteiligt ist. Ihre Ungleichmäßigkeit in Fig. 7 mag daher rühren, daß sie vom Schnitt in verschiedener

Weise getroffen worden sind. Fig. 8 gibt deshalb ein Schema des wahrscheinlichen Verhaltens.

Von nun an schreitet die Entwicklung rasch vorwärts. Ein wenig später sieht man die Stäbchen schon beträchtliche Länge erreichen. Die äußeren Bildungszellen sind in ihren Umrissen noch sehr deutlich erhalten, es zeigen sich aber an ihnen bereits Anzeichen eines Zerfalles. Eine besondere Abgrenzung gegen die Stäbchen hin ist an ihnen nicht nachzuweisen. Die inneren Zellen dagegen haben an Höhe beträchtlich abgenommen, sie platten sich mehr und mehr ab und verhornen.

Kurz vor dem Abwerfen der älteren Epidermisgeneration endlich bietet sich folgendes Bild dar (Fig. 9 u. 10). Von den äußeren Zellen ist nur noch eine dedritische Masse vorhanden, in welcher hier und da zerstreut die letzten Spuren der Zellkerne aufzufinden sind. Ueber den neuen Borsten ist diese Zerfallsmasse schon zum Teil abgehoben mit dem darüber befindlichen Stratum corneum der älteren Epidermisgeneration und ihrem äußersten, Borsten tragenden Häutchen. An den Enden der Borstenbündel lagert nur noch eine ganz dünne, aber auch zerfallene Schicht. Die unteren Bildungszellen sind ganz platt geworden; ihre sehr geschrumpften Kerne sind aber noch nachzuweisen. Die Verbindungsweise der Borsten mit diesen abgeplatteten Zellen läßt sich nicht deutlich bemerken; sie ergeben schließlich die äußerste, härchentragende Schicht der Epidermis. Daß die Härchen dieser Schicht einzeln entspringen, ist schon bemerkt worden.

Unterhalb dieser aus den inneren Bildungszellen hervorgegangenen Schicht ist die Hornschicht der neuen Epidermisgeneration ausgebildet, darunter das Stratum Malpighii, welches keine bemerkenswerten Eigentümlichkeiten darbietet und deshalb in der Zeichnung nur angedeutet ist.

Eigenartig sind aber noch die Vorgänge an der distalen Spitze der Haftlappen, wo die Ablösung der alten Epidermis zuletzt erfolgt. Distal vor den Bildungszellen und diesen zunächst befinden sich große, langgestreckte Zellen, die besonders an einem Präparat von *Hemidactylus spec.* als Fortsetzung der äußeren Bildungszellen sich zu erkennen geben. Der Kern der am nächsten liegenden Zellen liegt noch in der äußeren Peripherie. Weiterhin nehmen diese Zellen an Größe ab und gehen allmählich über in das Stratum intermedium der dorsalen Epidermis des Haftlappens. Meine Befunde stimmen hier mit denen von NICOLAS überein, widersprechen aber denen von CARTIER, der die beschriebenen



Zellen als die Fortsetzung der „inneren Cylinderzellenlage“ betrachtet, sowie denen von HAASE, der in ihnen den Kern nie im peripherischen Abschnitt liegend beobachtet hat, sondern in der Mitte des Protoplasmas.

Diese Zellen nun unterliegen gegen das Ende der Ausbildung der neuen Epidermis einem Umbildungsprozeß, den ich als blasige Degeneration bezeichnen möchte. Das Protoplasma zerfällt oder verschwindet, der Kern tingiert sich sehr stark, wird deformiert und zerfällt schließlich in einzelne Brocken und Schollen. Die Zelle selbst bläht sich in unregelmäßiger Weise mehr und mehr auf. In diesem Zustand, der auf Fig. 10 mit dargestellt ist, erfolgt dann ihre Ablösung von der darunter liegenden, neu gebildeten Epidermis.

## II. Zur Physiologie der Geckopfote.

Wie schon seit langer Zeit bekannt ist, können die Geckonen nicht nur an rauen, sondern auch an ganz glatten Gegenständen klettern und verweilen, nicht nur an senkrechten Flächen, sondern auch an der Decke, mit dem Rücken nach unten. Von der Decke sollen sie jedoch öfter herunterfallen (ARISTOTELES u. a.). Nach meinen Beobachtungen haftet *Platydictylus mauritanicus* an Glasscheiben fester als an der rauen Tapetenwand oder an der Holztür. Um ihn von der Glaswand loszureißen, bedurfte es immer einer ziemlichen Kraftaufwendung, woraus zu schließen ist, daß der Gecko sicherlich das Vielfache seines Eigengewichtes tragen könnte. An der senkrechten Wand war der Gecko sicherer als an der Decke, zumal beim Ortswechsel; ich habe ihn jedoch auch an der Glasscheibe mit dem Rücken nach unten hängend halbe Stunden lang beobachten können. WEITLANER (17) fand dagegen, daß ein *Hemidactylus platyrus* an Glaswänden auffallend schlecht kletterte. Es ist jedoch hierbei zu bemerken, daß es bei allen Versuchen und Beobachtungen sehr darauf ankommt, ob das Tier sich in gutem Gesundheitszustand befindet oder nicht; ebenso kommt die Abnutzung der Haftborsten und die periodische Häutung sehr in Betracht.

Das Festhaften der Geckopfote an ihrer Unterlage hat man bisher auf dreierlei Weise zu erklären versucht. Die ältere Annahme war die, daß von den Zehen ein klebriger Stoff abgesondert würde, mittels dessen sich der Gecko gleichsam anleime. Diese

aus verschiedenen Gründen unmögliche Annahme wurde bereits von WAGLER zurückgewiesen (1830); dieser Forscher stellte ihr die „pneumatische Theorie“ gegenüber, indem er sagte, daß es den Geckotiden gelänge, durch Aufdrücken ihrer Füße an die Standebene einen luftleeren Raum zu erzeugen und sich so selbst in senkrechter Stellung selbst den glattesten Gegenständen anzuheften.

Diese Theorie fand späterhin allgemeinen Anklang, wenn auch hier und da noch von „Ankleben“ die Rede war. Um zu zeigen, wie wenig kritisch aber auch die pneumatische Theorie in ihren einzelnen Vertretern gewesen ist, sei es mir erlaubt, die Auslassungen einiger derselben wörtlich anzuführen.

SEMPER (Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, 1880, p. 247) sagt darüber: „Das Anheften wird durch die unter den Zehen befindlichen Bürstenreihen rein mechanisch in ähnlicher Weise hervorgebracht, wie bei den Saugscheiben der Fliegen oder Blutegel (!). Beim Anpressen des Fußes an eine glatte Wand wird die Luft zwischen beiden gänzlich (!) ausgetrieben, die Elastizität und Steifheit der Haare wird beim Nachlassen des Druckes die Innenfläche des Fußes emporheben, und diese Wirkung wird verstärkt durch besondere Muskeln, welche jeden einzelnen, Bürsten tragenden Lappen zu bewegen vermögen; so entsteht zwischen Wand und Fußsohle (!) ein luftleerer Raum, und der atmosphärische Druck hält dementsprechend den Fuß fest.“

4 Jahre später erklärt SIMMERMACHER in seiner zusammenfassenden Arbeit über „Haftapparate bei Wirbeltieren“ in ähnlicher Weise: „Die Wirkung der Härchen und der Lamellen ist nun eine sehr einfache. Durch Niederdrücken des Fußes werden die Lamellen auseinandergeschoben und damit die zwischen ihnen befindliche Luft ausgetrieben; beim Rückziehen des Fußes kehren die Lamellen in ihre alte Lage zurück, d. h. sie werden wieder aufgerichtet, so daß zwischen ihnen eine Reihe luftleerer Räume entsteht und der ganze Fuß durch den Druck der umgebenden Luft festgehalten wird.“

So gar einfach, wie sich SEMPER und besonders SIMMERMACHER die Sache vorstellten, ist sie nun aber doch keineswegs, und schon BRAUN hatte (1879, p. 36) einen leisen Zweifel geäußert, ohne sich aber näher darauf einzulassen.

Einige gute Beobachtungen über die Funktion der Geckopfote teilte REINHOLD BREHM seinem Bruder ALFRED mit (BREHM, Amphibien und Reptilien, p. 46). „Die Hautblätter auf den Zehen-

scheiben“, schreibt er, „legen sich zur Zeit der Ruhe fächerartig übereinander, so daß die Einschnitte fast gänzlich verschwinden, während sie deutlich sichtbar sind, wenn das Tierchen seine Haftfertigkeit an den Wänden in Anwendung bringen will. Sie fühlen sich an wie Samt. Gleichwie nun dieser an einer ziemlich glatten Fläche bei mäßigem Drucke haften bleibt, ebenso klebt sich der Gecko mit seinen Samthautblättchen an rauhen Wänden an.“ — „Trotzdem“, schließt BREHM seine Mitteilungen, „trotzdem hast Du vollkommen recht, wenn Du sagst, daß der Gecko an senkrechten Flächen festgehalten wird durch den Luftdruck, der zur Geltung kommt, wenn der Gecko die vorher schief zur unteren Zehenfläche geneigten Blättchen senkrecht stellt und dadurch Hohlräume zwischen den einzelnen Blättern entstehen läßt.“

Ebenso wie die bisher angeführten Autoren rechnet auch noch in neuester Zeit TANDLER mit der Möglichkeit, daß zwischen den einzelnen Haftlappen luftleere Räume entstehen könnten, während HAASE das Zustandekommen des Haftens durch die Adhäsion des Haftlappens erklären will. TANDLER meint, „die Sehnenbündel des Flexor sublimis, welche zu den Haftlappen ziehen, könnten die zwischen diesen gelegenen Quertäler vertiefen und damit eine Saugwirkung ausüben“. Andererseits würden, wenn an diesen Sehnenbündeln gezogen wird, die hinteren Enden der fächerförmig ausgebreiteten Haftleisten gelüftet und so durch das Eindringen der Luft die Saugwirkung aufgehoben (p. 319).

Es muß hier jedoch ein für allemal die Möglichkeit ausgeschlossen werden, daß, wie TANDLER, BREHM, SIMMERMACHER und SEMPER annehmen, die Zehe als Ganzes durch Luftdruck an der Unterlage festgehalten werden könnte, indem zwischen den Haftlappchen „luftleere Räume“ gebildet würden. Dies ist vollkommen unmöglich, weil, wie man während des Funktionierens der Zehen deutlich genug bemerken kann, die Zwischenräume zwischen je 2 Haftlappen rechts und links frei ausmünden, so daß die Luft in ihnen wie in Kanälen oder Rinnen hindurchstreichen kann. Es ist auch kein Mechanismus vorhanden, der diese Kanäle rechts und links verschließen könnte, ja, gerade während des Haftens sind die Lappchen weiter entfernt voneinander als während der Ruhe, eine Beobachtung REINHOLD BREHMS, die ich bestätigen kann. Die Meinung also, es könnte die Zehe als Ganzes als ein „Ansaugapparat“ wirken, ist unrichtig und nicht mehr diskutierbar.

Es fragt sich nunmehr, ob etwa jedes einzelne Haftlappchen für sich als Saugapparat wirken könne, oder, wie HAASE in seiner

hier etwas unklaren Darstellung meint, durch Adhäsion festgehalten werden könne. Denkbar wäre ja das erstere insofern, als durch Verkleinerung der Blutkammern in den Haftlappchen die Basis der Lappchen in einem gewissen Umkreis eingezogen werden könnte und somit ein luftverdünnter Raum geschaffen würde. Allein auch das halte ich für ausgeschlossen, ebenso eine Adhäsion der palmaren Epidermis des Haftlappens, die nach HAASE das Festhaften bewirken soll; letzteres deshalb, weil die palmare Epidermis mit der Unterlage gar nicht in Berührung kommt. Zur Begründung meiner Ansicht ist hier zunächst einiges über die Bedeutung der Blutkammern zu sagen und über die Art und Weise ihres Eingreifens in den Haftmechanismus.

TANDLER bemerkt ganz richtig darüber: „Die Blutkammern geben, mit Blut gefüllt, eine bedeutende Plastizität, d. h. das Tier ist dadurch im stande, die Unterfläche des Haftlappens der Unterlage fest und innig anzuschmiegen“; auch da, können wir hinzufügen, wo die Unterlage Unebenheiten zeigt. Falsch ist nur daran, daß die Fläche des Haftlappens mit der Unterlage in Berührung käme. Auch darin ist aber TANDLER weiterhin beizustimmen, daß bei rascher Fortbewegung die Blutkammern gleichmäßig gefüllt seien und eine genaue Adaptation ermöglichen. Dagegen komme ich auf Grund meiner Beobachtungen den Angaben TANDLERS gegenüber zu völlig entgegengesetzten Ergebnissen betreffs der Verhältnisse während des Festhaltens an einer Stelle. TANDLER sagt darüber folgendes (p. 318): „Beim Haften an einer Stelle legt das Tier alle Haftballen seiner Extremitäten dicht an die Unterlage an, und nun erst kontrahiert sich der beschriebene glatte Muskel (der von der Decke zum Boden der Blutkammer zieht) in der Richtung gegen seinen Ansatz, die Stützplatte. Dadurch werden die Seitenkammern nach allen Dimensionen kleiner und es entsteht zwischen der Unterfläche der Haftlappen und der Unterlage ein luftleerer Raum. Das Tier saugt sich gleichsam auf diese Weise an der Unterlage fest. Hierbei ist die abführende Vene offen. Sowie diese geschlossen wird und der Saugmuskel nachläßt, füllt sich die Seitenkammer und die Saugwirkung hört auf.“

Meine Beobachtungen und Schlußfolgerungen ergaben demgegenüber folgendes:

Beim Anheften an die senkrechte oder an die Unterseite einer wagrechten Wand werden die Zehen der Vorder- und Hinterfüße ausgebreitet wie die Strahlen eines hexagonalen Schneekristalls (der Unterschenkel als 6. Strahl gezählt). Dabei sind die Blut-

kammern der Zehen vollgepumpt, was sich besonders an der Straffheit der steil aufgerichteten Haftlappchen erkennen läßt. Währenddem muß also die Ringmuskelschicht an der abführenden Vene in Wirksamkeit treten, d. h. die abführende Vene ist geschlossen. An ganz glatten Flächen, Glas z. B., kann der Gecko augenscheinlich in dieser Lage nicht lange verweilen; an weniger glatten treten die Krallen in Funktion, vielfach wohl ausschließlich. An einem Gecko, der an einer Glasscheibe haftet, bemerkt man nach einiger Zeit eine Art von Ermüdungserscheinungen: die Zehen, und besonders die Haftlappen, werden nach und nach schlaff, die Lappen legen sich nach vorn und aneinander, die Zehen schleifen erst unmerklich, dann aber rascher zurück und legen sich parallel nebeneinander. Bei diesem Vorgang wird also unzweifelhaft die Blutkammer geleert und die Vene muß daher geöffnet sein. Geschieht dieses Schlaffwerden und Zurückgleiten an allen 4 Füßen, so fällt der Gecko ab (an einem Fuße kann er noch sehr gut haften). Will er dagegen weiter hängen bleiben, so streckt er blitzschnell die schlaff gewordenen Zehen wieder vor, breitet sie aus und setzt sie auf. Die Lappchen werden dabei wieder straff und steil aufgerichtet, und nur die Borsten berühren die Unterlage, und zwar mit ihren Endflächen.

Ich betrachte demnach die Blutkammern der Geckozenen als einen Schwellapparat, der in Tätigkeit tritt, wenn und solange die Borsten der Haftlappchen auf die Unterlage aufgesetzt werden.

Aktiv werden die Zehen einfach dadurch von der Unterlage abgehoben, daß die Zehen von der Spitze an nach rückwärts aufgerollt werden, so daß sich die Härchenpolster von der Spitze nach der Basis der Zehe zu allmählich von der Unterlage ablösen. Eintretende Luft (TANDLER, HAASE u. s. w.) oder die Elastizität der Borsten (HAASE) brauchen also bei dem Abheben gar nicht mitzuwirken.

Seit SEMPER (1880) werden die Borsten als feine Stäbchen betrachtet, die „durch ihre Elastizität dazu beitragen, den Fuß schnell wieder von der Unterlage losbringen zu können“. Ebenso meint HAASE: „Hört der auf die Haftscheibe ausgeübte Druck auf, so werden sich die Kutikularbüschel kraft ihrer Elastizität wieder aufrichten, und die sodann eindringende Luft wird die Adhäsion aufheben.“ Daß diese Annahme unnötig ist, glaube ich nun gezeigt zu haben.

Bei schnellerem Ortswechsel habe ich über die Art und Weise der Ablösung der Zehen visuell nichts feststellen können, nur be-

merkte ich stets vor der Flucht ein nervöses Zucken der Zehen, bevor diese selbst von der Unterlage gelöst wurden, ein anscheinendes Bemühen, loszukommen, und dann hörte ich während der raschen Fortbewegung, die in ruckweisen Sätzen erfolgte, immer ein leises Geräusch, wie ein Reißen, Knistern oder dergl.

Daß der Gecko aber nicht mit den Haftläppchen selbst an der Glasscheibe oder irgend einer anderen Unterlage befestigt sein kann, geht daraus hervor, daß kein Teil der Haftlappen mit der Unterlage in Berührung kommt; einzig und allein die Endflächen der Borsten werden aufgesetzt. Es kann also auch der Haftlappen selbst nicht als Ansaugapparat wirken.

Das wirksame Prinzip der Anheftung muß also nach unseren Exklusionen in den Borsten selbst gesucht werden.

Zweierlei Annahmen über die Art und Weise der Anheftung bleiben dabei noch übrig, soweit ich sehen kann. Die eine wäre die, daß die büschelförmige Anordnung der Borsten dabei von Bedeutung wäre. Es könnte nämlich durch Aufdrücken der Borstenbündel die Luft zwischen den einzelnen Borsten jedes Büschels bis zu einer gewissen Grenze ausgetrieben werden; bis die äußere Luft wieder so weit in die feinen Zwischenräume eingedrungen wäre, um einen Ausgleich herzustellen, könnte immerhin eine geraume Zeit verstreichen, in welcher der Luftdruck wirksam sein könnte. Aus Versuchen jedoch, die WEITLANER angestellt hat (l. c.), geht hervor, daß die Geckozehen, sogar die abgeschnittenen, in einem Raum, der bis zu  $\frac{6}{7}$  der Totalevakuation ausgepumpt war, noch festhafteten, selbst wenn sie mit einem kleinen Gewichtsstückchen belastet waren. Auch geht aus mancherlei anderen Erwägungen hervor, daß jene Annahme zur Erklärung des Haftens nicht ausreichen würde; es kann unter anderem die Luft zwischen den Borsten durch bloßes Aufdrücken der Zehen niemals so weit ausgetrieben werden, daß der Gecko sogar das Vielfache seines Gewichtes tragen könnte. Jene erste Annahme bleibt also ebenso unwahrscheinlich, wie die, daß der Haftlappen oder die Zehe als Ganzes durch Luftdruck an der Unterlage befestigt werden könnte.

Uebrig bleibt für mich dann nur noch die andere Annahme, daß bei der innigen Berührung der Tausende von kleinen Endflächen der Borsten mit der Unterlage ebensoviele elektrische Doppelflächen gebildet werden, auf welche letzten Endes das Haften der Zehen zurückzuführen wäre.

Da meine Beobachtungen und Versuche in dieser Richtung noch nicht abgeschlossen sind, begnüge ich mich hier mit dieser kurzen Bemerkung.

Fassen wir zum Schluß in einigen Sätzen zusammen, was über das eng begrenzte, aber doch höchst interessante Problem der Geckopfote ermittelt werden konnte.

1) Die aus Schuppen hervorgegangenen, in einfacher oder doppelter Längsreihe hintereinander stehenden Läppchen an der Unterseite der Geckozehen sind in ihrem vorderen Drittel unterseits mit einem dichten Polster sehr regelmäßig angeordneter Härchen (Borsten, Stäbchen) von großer Feinheit besetzt.

2) Die Härchen enden sämtlich mit kleinen Flächen, nicht mit Spitzen; sie sind so orientiert, daß die Endflächen der Unterlage genau aufgesetzt werden können.

3) Die Härchen sind zu Büscheln angeordnet, von denen regelmäßig je 4 wieder näher beieinander stehen; von der Fläche her gesehen, ergibt sich so das Bild einer Felderung, und jedes kleine Feld ist wieder in 4 Feldchen geteilt.

4) Die Härchen jedes Büschels entspringen getrennt auf der äußersten Schicht der Epidermis. Ihre regelmäßige Anordnung zu Büscheln erklärt sich aus ihrer Entstehungsweise.

5) Im Stratum intermedium der Epidermis bilden sich zwei Zelllagen zu Bildungszellen der Borsten heran, indem sie zu beträchtlicher Größe heranwachsen, während ihr Kern aus ihrer Mitte heraus in eine für seine Funktion günstigste Lage wandert.

6) Die Bildungszellen sind in regelmäßiger Wechsellagerung so angeordnet, daß sowohl auf dem Längs- wie auf dem Querschnitt eine Zelle der äußeren Lage genau über 2 Zellen der inneren Lage steht, und umgekehrt. Daraus, als auch aus den regelmäßigen Vierergruppen der Borstenbündel ergibt sich, daß je eine obere Bildungszelle genau über 4 unteren steht, und umgekehrt.

7) Ihren ersten Ursprung nehmen die Borsten aus modifizierten Zellverbindungen. An ihrer weiteren Ausbildung beteiligen sich sowohl die inneren, als auch die äußeren Zellen, in verschiedener Weise und in verschiedenem Maße.

8) Als modifizierte Zellverbindungen werden auch die sogen. „Häutungshärchen“ BRAUNS erklärt.

9) Aus dem intercellulären Ursprung der Härchen erklärt sich ferner, daß auf der äußersten embryonalen Epidermischicht keine Härchen stehen.

10) Unterhalb der Zehenphalangen der Geckopfote befindet sich in der Zehe eine einzige ausgedehnte Blutkammer (bei den Geckonen mit einreihig angeordneten Haftläppchen) oder ein System von Blutkammern (bei den Geckonen mit zweireihig angeordneten Haftläppchen).

11) Die Blutkammer der Zehen setzt sich nischenartig fort bis in die äußersten Spitzen der Haftläppchen.

12) Die abführende Vene dieser Blutkammer ist durch eine Ringmuskelschicht verschließbar.

13) Die Blutkammer stellt einen Schwellapparat dar; er dient dazu, den Endflächen der Borsten eine genaue Adaptation an die Unterlage zu ermöglichen und ist immer gefüllt, wenn die Haftfunktion ausgeübt wird.

14) Die Zehe als Ganzes kann nicht durch Luftdruck an der Unterlage festgehalten werden, da die Zwischenräume zwischen den Haftlappen rechts und links weder geschlossen sind, noch geschlossen werden können.

15) Das Haftläppchen an sich kann auch nicht infolge Luftdruckes festhaften, weil es an keiner Stelle mit der Unterlage in Berührung tritt.

16) Das wirksame Prinzip des Haftens der Geckopfote suche ich in den Borsten selbst.

17) Da es durch das Experiment (WEITLANER) unwahrscheinlich gemacht worden ist, daß etwa die Borsten durch den Luftdruck an ihrer Unterlage befestigt werden könnten, so muß nach anderen Kräften gesucht werden, die die Adhärenz der Zehen bewirken.

18) Ich vermute, daß diese Kräfte elektrischer Natur sind.

---



### Literatur.

---

- 1) BRAUN, M., 1877/78, Ueber die Bedeutung der Kutikularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Arb. a. d. Zool. Inst. in Würzburg, Bd. IV.
  - 2) — 1879, Ueber die Haftorgane der Zehen bei Anolius. Ebenda, Bd. V, p. 31—37.
  - 3) CARTIER, O., 1872, Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I. Abt. Die Epidermis der Geckotiden. Ebenda, Bd. I, p. 83—96.
  - 4) — 1874, II. Abt. Ueber die Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung. Ebenda, p. 239—258.
  - 5) HAASE, A., 1900, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden. Dissertation, Berlin 1900.
  - 6) HOFMANN, Die Reptilien. BRONNS Klassen und Ordnungen, Bd. VI, Abt. 3.
  - 7) KERBERT, C., 1876, Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XIII.
  - 8) LEYDIG, FR., 1876, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Beilage: Ueber das Hautsekret und die Fußblätter der Geckotiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 219—221.
  - 9) MAURER, 1895, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig.
  - 10) NICOLAS, 1887, Sur l'épiderme des doigts du gecko. Intern. Monatsschr. f. Anat., Bd. IV.
  - 11) SCHUBERG, A., 1891, Ueber den Bau und die Funktion des Haftapparates des Laubfrosches. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. X.
  - 12) — 1903, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, H. 2.
  - 13) SIMMERMACHER, G., 1884, Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XL.
  - 14) — 1884, Haftapparate bei Wirbeltieren. Zool. Garten, Bd. XXV.
  - 15) TANDLER, J., 1903, Beiträge zur Anatomie der Geckopfote. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXV.
  - 16) TODARO, 1878, Sulla struttura intima della pelle de' rettili.
  - 17) WEITLANER, F., 1902, Eine Untersuchung über den Haftfuß des Gecko. Verh. der Zool.-bot. Gesellschaft in Wien, Bd. LII.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIV.

Alle Zeichnungen beziehen sich auf *Ptychozoon homalocephalum* und sind (mit Ausnahme von Fig. 1 und Fig. 8) mit dem Zeichenprisma hergestellt.

In den Figg. 4, 5, 6, 7, 8, 9 bedeutet *a* äußere Bildungszellen, *i* innere Bildungszellen.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Zehenspitze. Mikrophotogramm. Vergr. etwa 30. Zu äußerst die borstentragende Schicht (abgehoben), darunter die Ersatzgeneration.

Fig. 2. Drei Borstenbündel. *a* ihr distales, umgebogenes Ende, als winzige Endflächen erscheinend, *b* Epidermis, besetzt mit kleinen Härchen.

Fig. 3. Teil des Haftpolsters, von der Fläche gesehen. Leitz, Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 4. Querschnitt. Ok. 1, Obj.  $\frac{1}{12}$  Imm.

Fig. 5. Längsschnitt von einem Embryo von 9 mm Kopflänge. Ok. 1, Obj.  $\frac{1}{12}$  Imm.

Fig. 6. Längsschnitt. Ok. 1, Obj.  $\frac{1}{12}$  Imm.

Fig. 7. Längsschnitt. Ok. 1, Obj.  $\frac{1}{12}$  Imm.

Fig. 8. Schema zu dem vorigen Längsschnitt.

Fig. 9. Längsschnitt. Ok. 1, Obj.  $\frac{1}{12}$  Imm.

Fig. 10. Längsschnitt, Spitze eines Haftlappens kurz vor dem Abwerfen der alten Epidermisgeneration (*a. G.*). Ok. 1, Obj. 7.

# Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes.

Nebst einem Anhang: Die Phäosphären der „Valdivia“-  
und „Gauss“-Ausbeute.

Von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

Mit 28 Figuren im Text.

---

Die Fortschritte in der Kenntnis der Skelettformen der Radiolarien haben in einer Hinsicht einen ungewöhnlichen Verlauf genommen. Nachdem nämlich durch R. HERTWIGS und HAECKELS Arbeiten für alle Zeiten die systematisch-phylogenetische Grundlage für unser Wissen geschaffen worden war, ist sehr bald durch DREYER ein bemerkenswerter Versuch gemacht worden, eine mechanische Erklärung für die Entstehung der mannigfaltigen Skelettformen zu geben. Dagegen hat die biologische Seite, die Frage nach der finalen Bedeutung der verschiedenen Strukturen, eine auffällige Vernachlässigung erfahren.

Der Grund, weshalb gerade bei den Radiolarien der kausale Erklärungsversuch dem finalen vorangeeilt ist, liegt einerseits darin, daß die vielfach rein geometrischen Verhältnisse des Radiolarienskelettes unmittelbar an die Kristallformen der anorganischen Körper erinnern und so zu einer mechanischen Betrachtung geradezu herausfordern, andererseits in der Schwierigkeit, die Lebensverhältnisse der Radiolarien direkt zu beobachten und die Beziehungen der einzelnen Skelettformen zur Beschaffenheit des umgebenden Mediums festzulegen.

Immerhin sind wir, seit den Arbeiten von HERTWIG, HAECKEL und DREYER, dank den zahlreichen kleineren und größeren, auf den „Challenger“ folgenden Expeditionen, allmählich in die Lage gekommen, auch ein biologisches Verständnis für die mannigfaltigen Strukturen anzubahnen, und namentlich die Ausbeute der „Valdivia“ dürfte die Möglichkeit gewähren, in dieser Richtung

einen Schritt vorwärts zu tun, weil sich auf Grund dieses Materials für eine größere Anzahl von Formen die Tiefe und Temperatur des Wassers, die Nahrungsverhältnisse und die Zugehörigkeit zu bestimmten Lebensgemeinschaften mit Sicherheit ermitteln lassen.

Sehen wir zunächst, welche Strukturverhältnisse bei einer derartigen Betrachtungsweise in Frage kommen, und welche Versuche bisher in der Richtung einer biologischen Erklärung gemacht worden sind.

In Anlehnung an HAECKEL fassen wir in erster Linie die Grundformen oder die Promorphologie des Radiolarienkörpers, bzw. des die Körperform größtenteils bedingenden Skelettes ins Auge und unterscheiden dann am Skelett selber zwischen den grobmorphologischen Hauptbestandteilen, die uns als Gitterschalen, Radialstacheln, Sagittalringe u. s. w. entgegentreten, und den feineren Strukturen oder Appendikularorganen verschiedener Art, von denen hier nur die Dornen, Ankerhaken und Endschirme oder Spathillen genannt sein sollen.

Was die **Grundformen** anbelangt, so hat HAECKEL darauf hingewiesen, daß dieselben bei den Radiolarien eine größere Mannigfaltigkeit zeigen als in allen anderen Klassen der organischen Welt. „Alle denkbaren Grundformen, welche im System der Promorphologie sich unterscheiden lassen, kommen in der Klasse der Radiolarien wirklich ausgebildet vor; das Skelett der Radiolarien zeigt sogar gewisse geometrische Grundformen verkörpert, welche sonst überhaupt nicht in anderen organischen Bildungen vorkommen.“ Es sei hier nur daran erinnert, daß allein in der zu den Tripyleen oder Phäodarien gehörigen Familie der Circoporiden nebeneinander reguläre Ikosaëder, Dodekaëder und Oktaëder auftreten, also Grundformen, von denen die ersteren aus der übrigen organischen Natur überhaupt nicht bekannt sind, die beiden anderen sich nur vereinzelt im Pflanzenreich nachweisen lassen und hier durch verschiedene Pollenkörner, bzw. durch die Antheridien von Chara repräsentiert werden.

Als Ursache dieses beispiellosen Formenreichtums sieht HAECKEL die statischen Verhältnisse des frei im Meere schwebenden Radiolarienkörpers an, und zwar betrachtet HAECKEL, im Einklang mit seinen sonstigen Anschauungen, die statischen Momente als die bewirkenden Ursachen, als die rein mechanischen *causae efficientes* der geometrischen Grundformen<sup>1)</sup>.

---

1) Monographie, Teil II, § 40.

Nehmen wir an, was aber erst experimentell erwiesen werden müßte, daß so verschiedenartige Gestaltungen, wie z. B. die Ballonform mancher Tuscaroren, die Spindelform von *Aulatractus* und die Linsenform der Tiefsee-Conchariden, während der Ontogenese tatsächlich durch die statischen Verhältnisse, durch Schwerkraft, Druck u. s. w. „bewirkt“ werden, daß sie also nicht bloß inneren Ursachen ihre Entstehung verdanken, so bleibt immer noch die zweite Frage offen, inwieweit die einzelnen Formen als spezielle Anpassungen an die besonderen Lebensbedingungen, insbesondere an die rein physikalischen Verhältnisse der Umgebung zu betrachten sind. Eine vollständige Behandlung dieser zweiten Frage ist aber bis auf weiteres ausgeschlossen. Denn es fehlt eine wichtige Vorbedingung zu ihrer Lösung, nämlich die Kenntnis des lebenden intakten Weichkörpers und damit die Möglichkeit, die Gewichtsverhältnisse der einzelnen Körperteile und die Lage des Schwerpunktes, also vor allem die Orientierung des Tieres im Raum mit Sicherheit zu bestimmen<sup>1)</sup>.

In Bezug auf die Tripyleen kann ich vorläufig nur so viel sagen, daß in nahezu allen Familien, wenigstens unter den Bewohnern der wärmeren Meeresgebiete, zwei Klassen von Formen ohne weiteres unterschieden werden können: einerseits planktonische, sphärische oder der sphärischen Gestalt sich nähernde Zwergformen, andererseits tiefenbewohnende, vielgestaltige Riesenformen<sup>2)</sup>. Daß bei den ersteren durch die stärkere Wölbung des Körpers und die geringe Größe die Sinkgeschwindigkeit vermindert und das Schwebevermögen erhöht wird, ist zweifellos als ein finales Verhältnis, als eine Anpassung an die physikalischen Verhältnisse des warmen Oberflächenwassers aufzufassen. Inwieweit aber auch bei den letzteren die Vielgestaltigkeit und bedeutende Größe eine biologische Bedeutung besitzt, entzieht sich aus den oben erwähnten Gründen vorläufig noch der genaueren Kenntnis, wenn

1) Vergl. meine frühere Mitteilung: Bericht über die Tripyleen-ausbeute der deutschen Tiefsee-Expedition. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1904, p. 150.

2) Einige Beispiele finden sich in meiner früheren Mitteilung, 1904, p. 134 ff. Meine Resultate bezüglich der Tripyleen stehen in einem Gegensatz zu der Angabe HAECKELS, wonach bei den Radiolarien überhaupt „innerhalb der einzelnen Familien die Körpergröße der pelagischen Arten durchschnittlich bedeutender zu sein scheint als diejenige der verwandten profunden Species“.

sich auch, wie wir sehen werden, einige Vermutungen aussprechen lassen.

Was nun das Skelett selber, und zwar zunächst dessen **Hauptbestandteile**, die Gitterschalen der Spumellarien und Castanelliden, den Sagittalring der Nassellarien, die Radialstacheln der Aulacanthiden und Acantharien u. s. w. anbelangt, so wird man HAECKEL vollkommen beistimmen müssen, wenn er diese Bildungen ganz allgemein als Stütz- und Schutzapparate betrachtet. Die stützende und schützende Funktion läßt sich hier, wenigstens in den meisten Fällen, ebensowenig voneinander trennen, wie dies z. B. bei dem Chitinpanzer der Arthropoden der Fall ist.

In sehr einleuchtender Weise hat sodann DREYER<sup>1)</sup> speziell für die Acanthometren zu zeigen versucht, daß die im Zentrum gegeneinander gestemmt Acanthinstacheln zusammen mit den an ihnen fixierten kontraktile Fäden oder Myophrisken und mit den Stützfäden der Sarkodeoberfläche einen aktiven Stütz- und Bewegungsapparat bilden, welcher offenbar bei der Regulierung der Hydrostatik des Körpers eine wichtige Rolle spielt. Bekanntlich ist bei den Acanthometren der Weichkörper an jedem der Stacheln kegelförmig emporgezogen und bildet auf diese Weise die sogenannten Stachelscheiden. Jede Stachelscheide ist durch einen Kranz von Myophrisken an dem betreffenden Stachel fixiert, und diese Myophrisken setzen sich ihrerseits in die an der Oberfläche der Stachelscheiden herablaufenden Stützfäden fort. „Kontrahieren sich die Myophrisken, so wird der Weichkörper an dem Netz der Stützfäden radial ausgezogen, also ausgedehnt, diese Volumvergrößerung wird durch die Ausdehnung der Vakuolen vor sich gehen; eine Erschlaffung der Myophrisken hat im Gegenteil eine Kontraktion des Weichkörpers und somit eine Verminderung seines Volumens zur Folge. Mit einer solchen Vermehrung oder Verminderung des Körpervolumens wird nun eine entsprechende Verminderung und Vermehrung des spezifischen Gewichtes Hand in Hand gehen, und die Myophrisken werden höchst wahrscheinlich die wichtige Aufgabe haben, die Hydrostatik des Körpers zu regeln.“

Wenden wir uns nun zu den **Appendikularorganen**, welche besonders bei den Tripyleen eine außerordentliche Mannigfaltigkeit

---

1) F. DREYER, Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jenaische Zeitschr., Bd. XXVI, (N. F. Bd. XIX), 1892, p. 284 ff.

aufweisen, aber auch in anderen Gruppen, so namentlich bei den Astrosphäriden und bei vielen Acantharien, zu reichlicher Entfaltung kommen. In Bezug auf diese Gebilde sprechen HAECKEL und DREYER an einigen Stellen die Ansicht aus, daß dieselben zum Teil zum Schutz, zum Teil als Fang- oder Haftapparate zum Zurückhalten anschwimmender Nahrungspartikel dienen.

Auf den ersten Anblick scheint diese Ansicht durchaus einleuchtend zu sein. Ich habe denn auch, als ich das Tripyleenmaterial der „Valdivia“ zu sortieren begann, von Anfang an mich bemüht, etwas Näheres über die Wirkungsweise dieser vermutlichen Fangapparate zu ermitteln, und namentlich die Beobachtungen SCHAUDINNS und RHUMBLERS<sup>1)</sup>, denen zufolge die Globigerinen und andere Foraminiferen mit ihren Pseudopodien Copepoden fangen und deren Weichteile auf dem Wege einer extrathalamen Verdauung oder besser Andauung sich einverleiben, veranlaßten mich, die vermutliche Funktion der Ankerhaken, Spathillen und anderer Anhänge stets im Auge zu behalten.

Ich habe mich nun allerdings bisher nicht davon überzeugen können, daß die Tripyleen außer Diatomeen, Acanthariensporen und anderen niederen Organismen auch Copepoden in der für die Foraminiferen bekannt gewordenen Weise als Nahrung aufnehmen, dagegen bin ich im Verlauf dieser Untersuchungen bezüglich der Bedeutung der Appendikularorgane zu Anschauungen gekommen, welche wesentlich von denen HAECKELS und DREYERS abweichen.

Wie ich bereits früher<sup>2)</sup> mitgeteilt habe, konnte ich zunächst bei denjenigen tiefenbewohnenden Aulacanthiden, deren Stacheln mit gezähnelten Endscheiben oder Spathillen bewehrt sind, dann aber auch bei zahlreichen anderen Tripyleen, welche Spathillen, bedornte Endpolster oder Endknöpfchen besitzen, nachweisen, daß sich bei gutem Konservierungszustand ein äußeres, die Gallerte oder das Calymma umgebendes Häutchen über sämtliche Stachelenden wie ein Baldachin oder Zelttuch herüberspannt und von den Spathillen bezw. Endpolstern und Endknöpfchen gleichsam getragen wird. Nur in seltenen Fällen ist allerdings dieses extrakalymmale Sarkodehäutchen in der ganzen Peripherie des Tieres vollständig erhalten, vielmehr sind meist nur größere oder kleinere

---

1) L. RHUMBLER, Nordische Plankton-Foraminiferen. Nord. Plankton, Kiel und Leipzig, XIV, p. 2.

2) l. c. p. 127 ff.

Bruchstücke vorhanden, da der Weichkörper beim konservierten Material in der Regel mehr oder weniger starke Deformationen aufweist. Letzteres zeigt sich darin, daß die einen Formen, insbesondere die Aulacanthiden und Cölodendriden, gewöhnlich eine erhebliche, durch die Konservierung hervorgerufene Schrumpfung des Weichkörpers aufweisen, so daß die Stachelenden in unnatürlicher Weise über die Peripherie hervortreten (Fig. 1), und daß bei anderen Formen, z. B. bei den Aulosphäriden, vom Weichkörper in der Regel überhaupt nur die Zentralkapsel und einige Reste des erwähnten Sarkodehäutchens vorhanden sind. Hier ist nicht erst bei der Konservierung, sondern offenbar schon während des Herausnehmens die Deformation eingetreten: infolge der Abnahme des Außendruckes ist der Weichkörper geplatzt und ausgeflossen, aus demselben Grunde, aus welchem bei tiefenbewohnenden Fischen beim Herausnehmen die bekannte Aufblähung oder Sprengung der Schwimmblase stattfindet.

Bei den in den Oberflächenschichten lebenden oder planktonischen Tripyleen ist, wie ich hier gleich hinzufügen will, der Weichkörper überhaupt und insbesondere das Sarkodehäutchen von äußerst zarter Beschaffenheit, jedoch läßt sich auch hier in vielen Fällen das Vorhandensein einer wirklichen Membran nachweisen.

Wie verhält sich nun dieses extrakalymmale Sarkodehäutchen zum *Sarcodictyum* HAECKELS?

Das *Sarcodictyum* stellt sich nach HAECKEL als ein extrakalymmales Netz des Exoplasma, als Sarkodenetz dar, „welches in der Außenfläche des Calymma liegt und den Gallertmantel im Zusammenhang überzieht“<sup>1)</sup>. Danach würde also der Weichkörper an seiner Außenfläche nicht von einer zusammenhängenden Membran umhüllt, sondern von einem zarten, die Gallerte zusammenhaltenden Sarkodenetz umspinnen sein, innerhalb dessen Maschen die Vakuolen frei zu Tage treten. Es darf indessen wohl vermutet werden, daß DREYER<sup>2)</sup> im Recht ist, wenn er das Bild des *Sarcodictyums* in anderer Weise deutet. Wir hätten nämlich mit DREYER anzunehmen, daß das Extracapsulum der Radiolarien, ebenso wie der Weichkörper der Heliozoen, ein nach den Gesetzen der Blasenmechanik aufgebautes Schaumgebilde ist, welches aus der Sarkode als Grundsubstanz und den in dieselbe eingebetteten, dicht aneinander gedrängten „Gallertvakuolen“ besteht<sup>3)</sup>, und daß also die

1) Monogr., Teil II, § 94.

2) 1892, p. 362.

3) Bezüglich des gegenseitigen Verhältnisses von „Gallerte“ und „Vakuolen“, welche sonst unterschieden werden, scheint DREYER anzunehmen, daß es sich hier nur um einen verschiedenen Aggregatzustand derselben Substanz handelt.



Sekretmassen des Calymma nirgends frei liegen, sondern sowohl im Innern, als auch an der Oberfläche des Radiolarienkörpers von zarten protoplasmatischen Blasenwänden überzogen werden. Und ebenso wie das intrakalymmale „Geflecht“ des Exoplasma, das Sarcoplegma HAECKELS, nichts anderes ist als der Komplex der im optischen Durchschnitt getroffenen Kanten und Wände des Blasengerüsts, so würde auch das Sarcodictyum durch das in Oberflächenansicht sich darbietende Netz der Kanten und optisch verkürzten Radialwände der äußersten Blasenschicht gebildet. Das Sarcodictyum HAECKELS würde also nur einen Teil derjenigen Bildung in sich begreifen, welche ich als extrakalymmales Sarkodehäutchen bezeichnet habe und welche bei den meisten planktonischen Formen nichts weiter ist als die Summe der peripheren plasmatischen Blasenwandungen der äußersten Vakuolenlage, bei den Tiefenbewohnern dagegen sich als eine membranartige, ziemlich resistente Hülle differenziert hat.

Wie wir sahen, dienen die Terminaläste (bei der Gattung Aulospathis auch die Seitenäste) der Radialstacheln als Träger oder Stützen des besprochenen extrakalymmalen Sarkodehäutchens, während die gezähnelten Scheiben oder Spathillen und die dornigen Endpolster und Endknöpfchen, welche sich bei so vielen Formen an den Enden der Stacheläste befinden, als eine Art von Haftorganen funktionieren, welche eine stärkere Befestigung der Haut ermöglichen. Es ist Grund zu der Annahme vorhanden, daß sich speziell an den Zähnchen der Spathillen Verstärkungsfasern ansetzen, welche nach Art der Stützfäden der Acantharien in die Membran ausstrahlen und den Linien stärksten Zuges entsprechen, jedoch ist es mir noch nicht gelungen, derartige Gebilde durch besondere Färbung mit Sicherheit zur Darstellung zu bringen. Jedenfalls scheint mir aber die ganze Bedeutung der Appendikularorgane eben in der Aufgabe zu liegen, die Membran zu stützen, und ich halte es nicht für wahrscheinlich, ja, im Hinblick auf manche besondere Varianten geradezu für ausgeschlossen, daß den Stachelenden daneben noch die Funktion eines Fangapparates zukommt.

Eine erste Folgerung, welche sich aus der gewonnenen Kenntnis ergibt, ist die, daß die Uebersichtsbilder, welche HAECKEL von einigen der tiefenbewohnenden Aulacanthiden gibt, nicht ganz richtig sind. In den HAECKELSchen Darstellungen, z. B. in der hier (Fig. 1) wiedergegebenen Abbildung von Aulographis candelabrum, treten die Stachelenden mit ihren Appendikularorganen nackt über die Oberfläche des Weichkörpers hervor, und zwischen ihnen entspringen aus dem „Sarcodictyum“ die frei ausstrahlenden

Pseudopodien. Wie indessen das „Valdivia“- und „Gauß“-Material mit Sicherheit erkennen läßt, liegen den betreffenden Bildern Exemplare mit deformiertem, infolge der Konservierung stark geschrumpftem

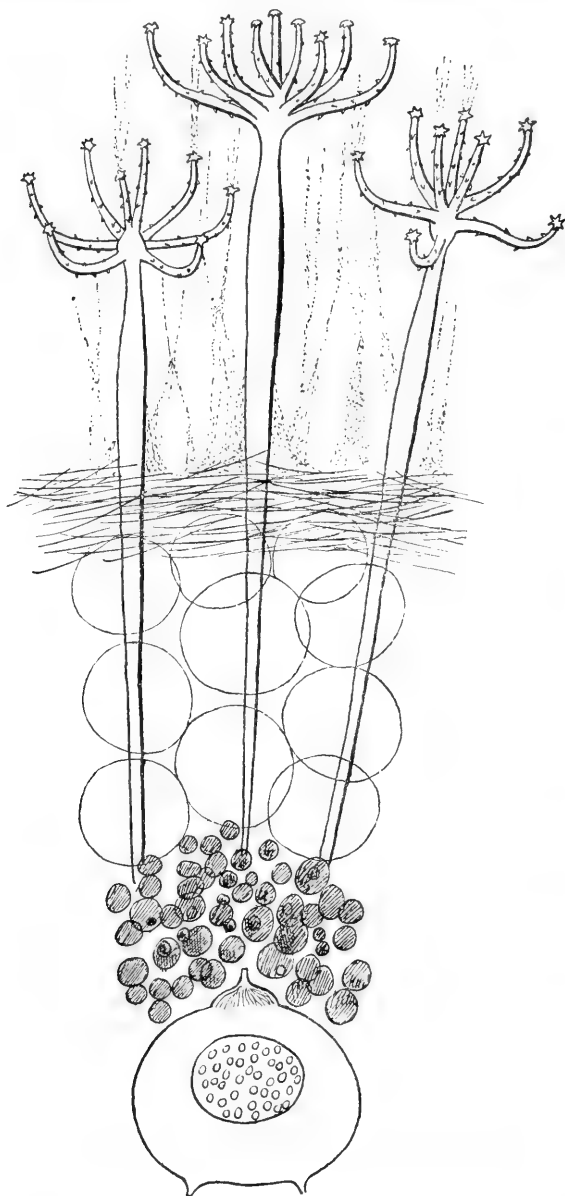


Fig. 1. *Aulographis candelabrum*, nach: Rep., Taf. CIII, Fig. 1.

Weichkörper zu Grunde. Im natürlichen Zustande (Fig. 2) ragen nämlich die Stacheln nur mit dem äußersten, die Appendikularorgane tragenden Ende über den Mantel von Tangentialnadeln hervor und sind nicht nackt, sondern von dem extrakalymmalen Sarkodehäutchen kuppenartig überwölbt. Von dieser äußersten, die Stacheln umschließenden Plasmaschicht hat man sich die Pseudopodien ausgehend zu denken.

Daß die Skeletteile der Triplyeen überhaupt im lebenden Zustande nicht nackt über die Oberfläche des Weichkörpers hervorragen, son-

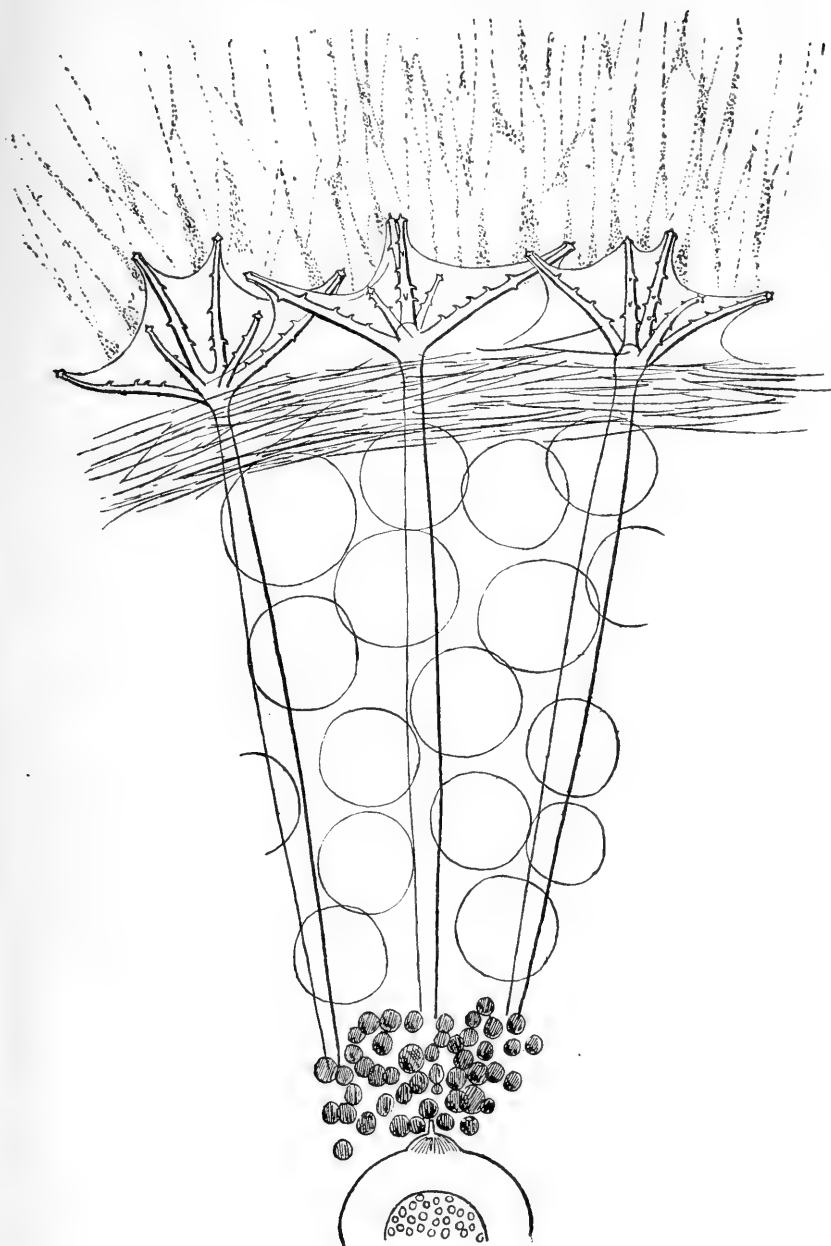


Fig. 2. *Aulographis dentata*.

dern von demselben vollkommen umhüllt werden, geht übrigens, wie ich hier einschalten will, auch aus einzelnen Angaben derjenigen Forscher hervor, welche Gelegenheit hatten, andere Tripyleen im Leben zu untersuchen. So läßt sich z. B. eine auf *Aulosphaera elegantissima* bezügliche Abbildung R. HERTWIGS<sup>1)</sup> (Fig. 3) sehr gut mit den Bildern vereinigen, welche ich am konservierten Tiefseematerial gewonnen habe, und ebenso gibt BÜTSCHLI<sup>2)</sup> für eine im Mittelmeer gefischte Cölographide

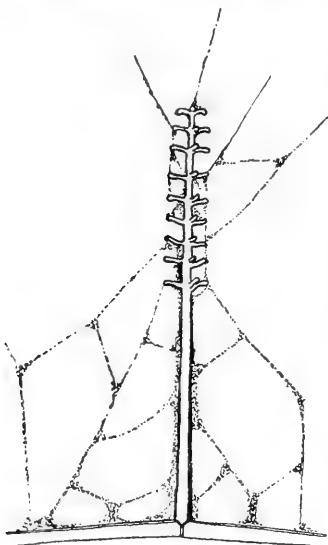


Fig. 3. Radialstachel von *Aulosphaera elegantissima* mit dem Ueberzug der extrakapsulären Sarkode.

(*Coelothamnus davidoffi* BÜTSCHLI) ausdrücklich an, daß „die ganz wasserklare Gallerte das gesamte Skelett bis zu den äußersten Spitzen der Strahlen umhüllte. — Ihre Durchsichtigkeit ist so groß, daß bei der Untersuchung im Seewasser nichts von ihr zu bemerken war; sehr deutlich trat sie jedoch sofort hervor, als das Objekt in Karminlösung eingelegt wurde; — bei längerem Aufenthalt in Karmin färbte sie sich lebhaft rot.“

Nachdem die eigentliche Bedeutung der Appendikularorgane mit Sicherheit festgestellt war, lag es bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit, welche diese Bildungen gerade bei den Aulacanthiden zeigen, nahe, nach den äußeren oder inneren Faktoren zu suchen, durch welche diese Verschiedenheiten bedingt sein könnten. Indessen gelang es mir nicht, von den Aulacanthiden aus in diese Verhältnisse tiefer einzudringen, und ich mußte mich mit der ganz allgemeinen Feststellung begnügen, daß „bei Aulosphathis ebenso wie bei einigen anderen Gattungen im Kalt-

1) R. HERTWIG, *Der Organismus der Radiolarien*, Jena 1879, Taf. X, Fig. 15.

2) O. BÜTSCHLI, *Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der der Cyrtida*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXVI, 1883, p. 493, Taf. XXXI, Fig. 1. Vgl. auch: O. BÜTSCHLI, *Protozoen*, in: BRONNS *Klassen und Ordnungen*, Bd. I, Abt. 1, Leipzig und Heidelberg 1880—82, Taf. XXXII, Fig. 4a.

wasser der Antarktis die Zahl der Stacheln selber und ihrer Aeste und damit also die Zahl der Stützpunkte für die Plasmahaut eine beträchtliche Vermehrung zeigt“<sup>1)</sup>).

Für eine weitere Behandlung der Frage schienen mir nun die Aulosphäriden und Sagosphäriden besonders geeignet zu sein. Denn erstens ist bei diesen beiden Gruppen der Formenreichtum kaum weniger groß als bei den Aulacanthiden, ferner besteht bei denselben ein viel stärkerer ökologischer Gegensatz zwischen planktonischen und Tiefenformen, der, wie zu erwarten war, sich auch im Bau des Skelettes widerspiegeln muß, und endlich ist in den beiden Familien ein außerordentlich weitgehender Parallelismus in der Entwicklung der feineren Strukturen zu verfolgen, ein Umstand, durch welchen mancher Anhaltspunkt für eine sichere Deutung gewonnen werden kann.

Von den im folgenden besprochenen Ergebnissen habe ich bereits im letzten Sommer (Juni 1904) Herrn Professor CHUN briefliche Mitteilung gemacht, indem ich gleichzeitig die Absicht ausdrückte, dieselben demnächst zu veröffentlichen, hauptsächlich mit Rücksicht darauf, daß sich das Tripyleenmaterial der deutschen Plankton-Expedition ebenfalls noch in Bearbeitung befindet. Ich glaube daher, von diesem Vorhaben nicht absehen zu dürfen, auch nachdem mir gelegentlich des Berner Kongresses (August 1904) ein Kollege in liebenswürdiger Weise davon Mitteilung gemacht hat, daß er bei einer anderen Radiolariengruppe zu ähnlichen Anschauungen hinsichtlich der Bedeutung des Skelettes gelangt ist, daß er aber aus bestimmten Gründen noch mit der Veröffentlichung zurückhalten wolle.

Meinen verehrten Stuttgarter Kollegen VON WEYRAUCH und KÜBLER spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus für manche auf dem Gebiet der Ingenieurmechanik liegende, insbesondere auch terminologische Belehrung. Ebenso verdanke ich auch diesmal wieder meinem Hohenheimer Kollegen, Professor MACK, manchen wertvollen Aufschluß in physikalischen Fragen.

Die Aulosphäriden und Sagosphäriden stimmen darin überein, daß ihr Skelett sich als eine einfache, einer Hauptöffnung entbehrende Gitterschale darstellt. Bei ersteren besteht das Gitterwerk der Schale aus hohlen Tangentialröhren, welche polygonale, in der Regel dreieckige Maschen bilden

---

1) l. c. p. 129.

und in den Knotenpunkten durch radiär gestellte Septen voneinander getrennt sind (Fig. 5, 7 und 8), bei letzteren dagegen aus dünnen, soliden Balken, welche ebenfalls zu dreieckigen Maschen zusammentreten, aber in den Knotenpunkten nicht getrennt bleiben, sondern zu ganglienartigen Anschwellungen verschmelzen (Fig. 9 und 10).

Auf dieser Gitterschale erheben sich bei den meisten Formen nach außen gerichtete Radialstacheln.

Bei einigen Aulosphäriden (*Auloscena*) werden durch Erhebung eines Teiles der Knotenpunkte flache, meist regelmäßig sechsseitige Pyramiden gebildet, von deren Spitze sich die Radialstacheln erheben (Fig. 5); bei zahlreichen Sagosphäriden kommen Analogiebildungen von einer gewissen äußeren Aehnlichkeit dadurch zu stande, daß die Radialstacheln gruppenweise in distaler Richtung konvergieren und zeltartige, am besten mit Gewehrpyramiden vergleichbare Erhebungen hervorrufen (Fig. 9, 10).

Die Radialstacheln sind mit Terminalästen, Seitenästen und Seitendornen versehen, welche bald spitz auslaufen, bald mit Spathillen, dornigen Endknöpfen und Endpolstern ausgestattet sind und eine mehr oder weniger ausgesprochene Neigung zu quirlförmiger Anordnung zeigen (vgl. z. B. Fig. 3, 6).

Bei der Untersuchung der Aulosphäriden und Sagosphäriden stellte es sich nun tatsächlich heraus, daß eine ganze Reihe von Merkmalen deutliche Beziehungen zur Beschaffenheit des äußeren Mediums zeigt. Dahin gehörten die Größe und Grundform der Tiere, die Beschaffenheit des Weichkörpers und insbesondere der extrakalymmalen Sarkodehaut, die Maschenweite der Gitterschale und die Stärke und Dicke der Skeletteile, vor allem aber die Größen-, Anordnungs- und Strukturverhältnisse der Radialstacheln und ihrer Anhänge.

Die Verschiedenheiten, welche die hier aufgezählten Organisationsverhältnisse innerhalb der einzelnen Gattungen und Arten aufweisen, sind zum Teil, wie im folgenden gezeigt werden soll, durch rein physikalische Faktoren bedingt, zum Teil spielen wohl auch biologische Momente, die Ernährung, das Schutzbedürfnis gegenüber besonderen Feinden u. s. w., eine Rolle.

In erstgenannter Richtung kommt vor allem die Abhängigkeit des Schwebevermögens einerseits von der physikalischen Beschaffenheit des schwebenden Körpers selbst, andererseits von derjenigen des Mediums in Betracht, eine Beziehung, die neuerdings

namentlich durch CHUN und WOLFGANG OSTWALD klargelegt worden ist<sup>1)</sup>.

Nach CHUN kann die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit eines im flüssigen Medium befindlichen Körpers von den in Betracht kommenden physikalischen Faktoren durch die Formel dargestellt werden:

(Formel A)

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Uebergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}$$

Das Uebergewicht, d. h. die Differenz zwischen dem spezifischen Gewicht des sinkenden Körpers (s) und dem der Flüssigkeit (in unserem Fall: ca. 1), ist eine variable Größe, welche von den Veränderungen der Temperatur und des Salzgehaltes abhängig ist. Da nun aber bei einer Temperaturveränderung sich das spezifische Gewicht nicht nur des Wassers, sondern auch dasjenige des sinkenden Körpers, und zwar gleichsinnig, ändert und da speziell der Einfluß der Temperatur auf das spezifische Gewicht des Wassers ein sehr geringfügiger ist, so spielen nach OSTWALD die Veränderungen des Uebergewichts, soweit sie wenigstens durch die Temperatur bedingt sind, keine so große Rolle, wie bisher von biologischer Seite angenommen wurde.

Der Formwiderstand oder äußere Reibungswiderstand ist einerseits abhängig vom Volumen des Körpers, andererseits von seinem größten Querschnitt, d. h. seiner Vertikalprojektion oder Projektionsgröße. Da nämlich kleine Körper infolge ihrer verhältnismäßig großen Oberfläche und der dadurch bedingten größeren Reibung langsamer sinken als ähnlich geformte große Körper von demselben Uebergewicht, und da ferner Körper von großem Querschnitt langsamer sinken als solche von kleinem Querschnitt, so wächst der Formwiderstand mit abnehmendem Volumen (v) und zunehmendem Querschnitt (q), und wir können setzen:

$$\text{Formwiderstand} = \frac{(q)}{(v)},$$

wo durch die Klammern ganz allgemein angedeutet werden soll, daß die Koeffizienten q und v in der ersten oder in einer höheren positiven Potenz auftreten.

Die innere Reibung, spezifische Zähigkeit oder Viskosität des flüssigen Mediums endlich nimmt sehr rasch ab mit steigender

1) Vgl. C. CHUN, Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. Aufl., Jena 1903, p. 78; WOLFGANG OSTWALD, Zur Lehre vom Plankton, Naturwiss. Wochenschrift, N. F. Bd. II, 1903, p. 481.

Temperatur (t), sie nimmt zu mit steigendem Salzgehalt (S), und wir können daher für eine salzhaltige Flüssigkeit setzen:

$$\text{innere Reibung} = \frac{(S)}{(t)}.$$

Wenn wir die so erhaltenen Werte in die CHUNSCHE Formel einsetzen und dabei die Abhängigkeit des Uebergewichts von Temperatur und Salzgehalt vernachlässigen, so erhalten wir die Gleichung:

$$\text{(Formel B)} \quad \text{Sinkgeschwindigkeit} = (s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)}.$$

Der Körper wird schweben, wenn die Sinkgeschwindigkeit = 0 ist. Wir können also als Bedingung für das Schweben eines Körpers die Gleichung aufstellen:

$$(s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)} = \text{Min.}$$

oder:

$$\frac{1}{(s-1)} \cdot \frac{(q)}{(v)} \cdot \frac{(S)}{(t)} = \text{Max.}$$

Noch übersichtlicher wird die Formel, wenn man die einzelnen Koëffizienten mit den Indices k (Körper) und m (Medium) versteht. Wir erhalten dann als Bedingung für das Schweben eines Körpers:

$$\text{(Formel C)} \quad \frac{1}{(s_k-1)} \cdot \frac{(q_k)}{(v_k)} \cdot \frac{(S_m)}{(t_m)} = \text{Max.}$$

Danach nimmt das Schwebevermögen zu mit steigendem Querschnitt und Salzgehalt, sowie mit vermindertem Uebergewicht, Volumen und sinkender Temperatur.

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen kehren wir wieder zu den beiden Tripyleenfamilien zurück. In welcher Weise sich hier die verschiedenen, in obiger Formel zusammengefaßten physikalischen Faktoren geltend machen und in welchem Maße diese rein physikalischen Zusammenhänge mit physiologischen Verhältnissen verwoben sind, geht wohl am besten aus einem Vergleich zweier Arten der Gattung *Aulosцена* hervor, von denen die eine, *Aulosцена verticillus*, gleichzeitig eine Bewohnerin des polaren Kaltwassers und der größeren Tiefen der wärmeren Meere ist, die andere, *Aul. pelagica*, bisher nur in den Oberflächenschichten des tropischen Indik mit dem Planktonnetz gefischt worden ist. Bei *Aulosцена verticillus* (Fig. 4, 5) erhebt sich auf dem pyramidenförmigen Sockel, den wir als Fuß bezeichnen wollen, ein konischer, mit zahlreichen Seitenästen und Seitendornen versehener Schaft,



welcher seinerseits eine Krone von langen, zugespitzten, nach außen konvexen Terminalästen oder Armen trägt. Bei *Aulosцена pelagica* (Fig. 6) dagegen entbehren die Radialstacheln der Krone, dagegen sind sie unregelmäßig bedornt und in ihrer distalen Hälfte mit 4—5 Quirlen versehen, deren jeder aus 3 leicht gebogenen, geknöpften Aesten besteht.

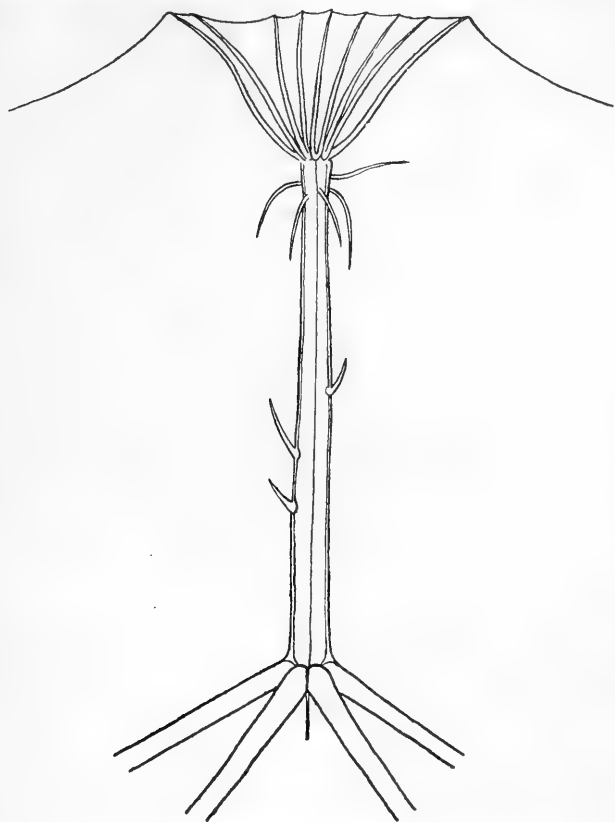


Fig. 4. Radialstachel von *Aulosцена verticillus*.

Ein gewissermaßen fundamentaler Gegensatz, mit welchem die meisten übrigen Unterschiede direkt oder indirekt zusammenhängen dürften, bezieht sich auf die Größe der beiden Formen. Der Durchmesser der Kaltwasser- und Tiefenform beträgt im Durchschnitt etwa 3, derjenige der planktonischen Warmwasserform 1,3 mm. Es wurde schon oben hervorgehoben, daß sich derartige Unterschiede in den meisten Tripyleenfamilien nachweisen lassen, wie denn z. B. der Längendurchmesser der tiefen-

bewohnenden *Challengeria Naresii* sogar das 6—7-fache des Durchmessers der ihr entsprechenden planktonischen Art *Ch. xiphodon* beträgt. Es wurde ferner bereits erwähnt, daß wenigstens für das eine Extrem, nämlich für die zwerghafte Größe vieler planktonischen Formen, ein bestimmter biologischer Grund angegeben werden kann. Wie nämlich aus der Formel (C) hervorgeht, nimmt bei sinkendem Volumen ( $v$ ) die Schwebefähigkeit zu, ein Vorteil, der namentlich bei steigender Temperatur ( $t$ ) und sinkendem Salzgehalt ( $S$ ), d. h. also im warmen Oberflächenwasser, ins Gewicht fällt. Im Gegensatz dazu kann in dem Tiefen- und Kaltwasser, welchem eine

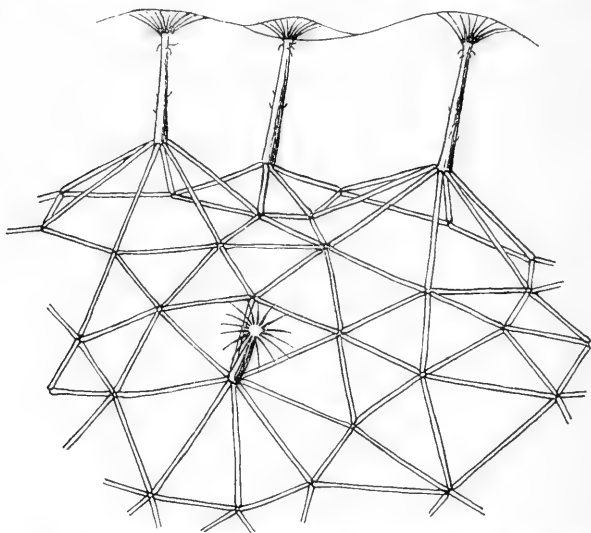


Fig. 5. Eine Gruppe von Pyramiden von *Aulosцена verticillus*.

größere innere Reibung zukommt, die Größe des Körpers unbeschadet der Schwebefähigkeit wesentlich zunehmen, eine Entwicklungsrichtung, welche durch manche Faktoren, so durch das Bedürfnis des Schutzes, bei den Kaltwasserformen auch durch die ungeheure Fülle der als Nahrung sich anbietenden Diatomeen, wesentlich begünstigt werden dürfte.

Mit der verschiedenen Größe der tiefenbewohnenden und planktonischen Formen hängt nun direkt oder indirekt auch ein zweiter Unterschied, nämlich die verschiedene Beschaffenheit des Weichkörpers, insbesondere seines Abschlusses nach außen, der extrakalymmalen Sarkodehaut, zusammen. Es wurde erwähnt, daß bei den planktonischen Warmwasserformen nur eine

sehr dünne Oberflächenschicht vorhanden, dagegen bei sehr vielen Tiefen- und Kaltwasserformen eine solche von außerordentlicher Derbheit und Resistenz differenziert ist. Diese Haut hat in erster Linie die Aufgabe, die Druckdifferenz zwischen Wasser- und Alveolarinhalt, also den Ueberdruck des äußeren Mediums auszuhalten, eine Funktion, die durch das Platzen und Ausfließen der aus der Tiefe heraufgezogenen Tiere in deutlichster Weise illustriert wird. Daß nun diese Haut bei den planktonischen Formen viel weniger stark differenziert ist als bei den Tiefenbewohnern, dürfte,

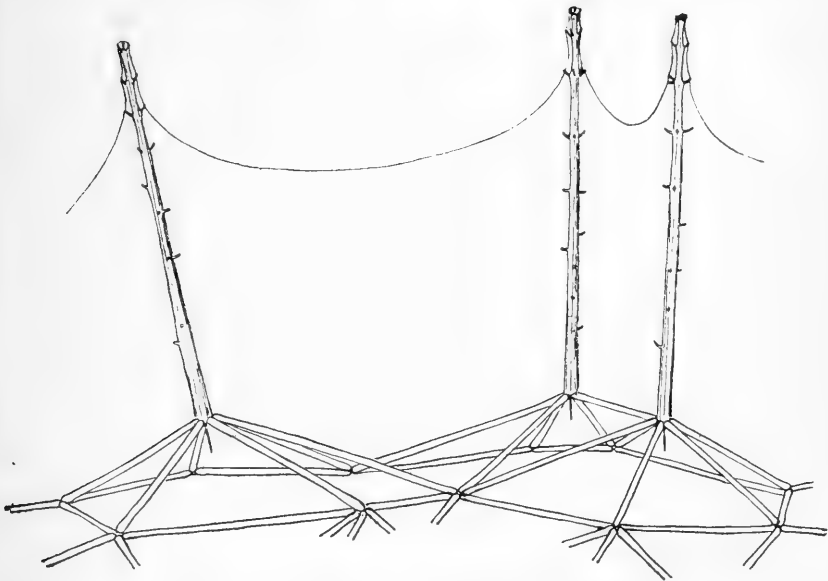


Fig. 6. Pyramiden von *Aulosцена pelagica*.

wie angedeutet, mit der verschiedenen Größe der beiden Typen zusammenhängen: bei den kleinen planktonischen Formen genügt schon die Kohäsion des Weichkörpers für sich allein, um bei mechanischen Einwirkungen die Kugelgestalt des Körpers zu bewahren und wiederherzustellen, bei dem großen Weichkörper der Tiefenbewohner dagegen muß eine besondere Vorrichtung in Gestalt einer widerstandsfähigen Hülle hinzutreten, um die Deformationen auszugleichen, welche bei der Aufnahme der Nahrung oder bei der Kollision mit aktiv beweglichen Meeresbewohnern eintreten können.

Dem Grad der Differenzierung, welchen die Sarkodehaut aufweist, entspricht nun weiterhin aufs genaueste die besondere Aus-

bildung des stützenden Skelettes, und damit kommen wir zu einem dritten Unterschied.

Betrachten wir zunächst die Tiefenform, *Aulosцена verticillus*, so erscheint nach dem eben Gesagten die Organisation der Radialstacheln ohne weiteres physiologisch verständlich. Es leuchtet ein, daß die Gliederung der Stacheln in Krone, Schaft und Fuß durch ihre spezifische Leistung bedingt ist, nämlich durch den Widerstand, welchen die Stacheln bei Anstößen irgend welcher Art dem auf die Sarkodehaut ausgeübten Radiär- oder Tangentialdruck entgegenzusetzen haben. Wirkt nämlich ein von irgend einer Seite her kommender Druck auf einen Punkt der Weichkörperoberfläche ein, so wird er zunächst von den elastischen Armen der Krone aufgenommen. Dabei bringt es die große Anzahl und regelmäßige Anordnung der Arme mit sich, daß ein von außen kommender Druck auf größere Bezirke der Oberfläche verteilt und dadurch die Haut vor einseitiger Derangierung oder Durchbohrung bewahrt wird<sup>1)</sup>. Indem ferner der von den Armen aufgenommene Druck auf den Schaft und Fuß weitergeleitet wird, erfolgt abermals eine Verteilung seiner Wirkung, wobei die nachgiebige Beschaffenheit der Skelettteile sich in zweierlei Richtung geltend machen dürfte. Einmal sind — bei den Aulosphäriden allerdings in weit geringerem Grade als bei den Sagosphäriden — sämtliche Skelettteile biegsam, so daß z. B. bei schräg wirkendem Druck, etwa bei einseitiger Pressung des Deckglases, die Streben der einen Seite sich gegen das Zentrum der Pyramide ausbiegen können. Zweitens spielen bei der Aufnahme und Verteilung des Druckes zweifellos die gelenkartigen Verbindungen der Hohlstäbe eine wichtige Rolle. Allerdings lassen sich die minimalen Drehungen der Skelettteile in den Verbindungsstellen nicht direkt beobachten und messen, da bei der Kleinheit und Elastizität des Objektes und bei der Schwierigkeit, die Winkelebenen in der Brennweite der Linse festzuhalten, eine genaue Kontrolle der Winkelveränderungen nicht möglich ist. Daß aber die eigentümlichen Verkoppelungen der Skelettteile der Aulosphäriden und speziell von *Aulosцена* tatsächlich mit Gelenkverbindungen ver-

---

1) Man wird andererseits auch sagen dürfen, daß eben infolge der besonderen Beschaffenheit des Aufnahmeapparates schon eine verhältnismäßig dünne Haut einen ausreichenden Schutz gegen Verletzungen des Weichkörpers gewähren wird, ein Umstand, welcher wohl nach anderen Richtungen hin, insbesondere auch in ernährungsphysiologischer Hinsicht von Bedeutung sein dürfte.

glichen werden können, darauf scheint mir eine Einrichtung hinzuweisen, auf welche ich zuerst bei *Aulosцена verticillus* gestoßen bin und welche den früheren Beobachtern entgangen ist. Nach der Darstellung von R. HERTWIG und HAECKEL sind die Skelettröhren der Aulosphäriden in den Knotenpunkten mit ihren Enden gegeneinander gestemmt und die betreffenden Wandpartien von je 2 benachbarten Röhren miteinander zu einem „Astralseptum“ verlötet (Fig. 7). Wie ich indessen bei *Aulosцена verticillus* und bei verschiedenen anderen Aulosphäriden feststellen konnte, ist die Verbindung der Skelettröhren eine etwas kompliziertere (Fig. 8):

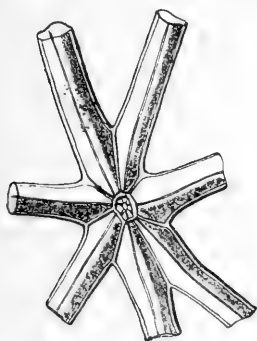


Fig. 7.

Fig. 7. Spitze einer siebenseitigen Pyramide von *Aulosцена spectabilis*, nach HAECKEL.

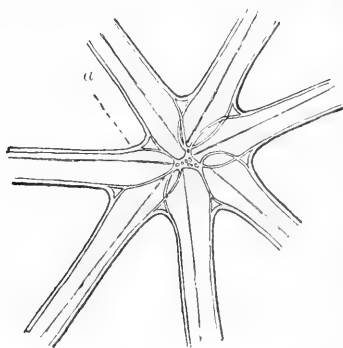


Fig. 8.

Fig. 8. Stern aus der Gitterschale von *Aulosцена verticillus*. Bei *a* spaltet sich die Röhrenwandung in zwei Lamellen, von denen sich die äußere als Gelenkkapsel auf die benachbarte Röhre überschlägt, die innere in die Bildung des Astralseptums übergeht.

eine kurze Strecke, bevor je 2 benachbarte Skelettröhren zusammenstoßen, spaltet sich die Wand derselben (Fig. 8 *a*), und während die inneren, dünneren Lamellen miteinander eines der vorhin erwähnten Astralsepten bilden, schlägt sich die äußere, dickere Lamelle von einer Röhre zur anderen herüber und bildet auf diese Weise eine Verbindung, welche am besten mit einer Gelenkkapsel zu vergleichen ist. Da nun, wie gezeigt werden kann, das Skelettmateriale als solches eine elastische Beschaffenheit besitzt, so werden insbesondere auch die durch Spaltung der Röhrenwandung entstandenen, verhältnismäßig dünnen Lamellen eine solche besitzen, und die ganze Einrichtung stellt sich demnach tatsächlich als eine Gelenkverbindung von einfacher, aber allseitig wirksamer Struktur dar, als eine Verbindungsweise, welche man vielleicht als Radgelenk bezeichnen kann.

Eine weitere architektonisch verständliche Einrichtung des Systems besteht, wie wohl nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, darin, daß durch die hohle Beschaffenheit des Schaftes und der Streben, bei manchen Formen auch der Arme eine bedeutende Material- und Gewichtsparsparnis erzielt wird.

Konstruktionen nach Art des dreigliederigen Auloscenastachels sind nicht bloß aus der Technik, sondern auch aus der Organismenwelt bekannt. Das durch die Auloscenastacheln dargestellte dreigliederige System kann, wenn wir zunächst allein die Beanspruchung auf Radiärdruck ins Auge fassen, mit einem als „Stempel“ funktionierenden Balken verglichen werden, durch welchen die provisorischen Bretterwände eines im Bau begriffenen Stollens gegeneinander abgestützt werden. Zwischen dem Auloscenastachel und einem derartigen Stempel besteht allerdings ein wesentlicher Unterschied darin, daß ersterer ein elastisches, letzterer im wesentlichen ein starres System darstellt.

Sehr naheliegend ist ferner der Vergleich mit der Wirbeltiergliedmaße mit ihrem Stützskelett und der in distaler Richtung zunehmenden Gliederung, und vor allem der Hinweis auf die Stützwurzeln vieler Pflanzen, insbesondere die bekannten Stelzenwurzeln der Mangrovebäume (*Rhizophora*)<sup>1)</sup>.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß bei *Auloscena verticillus* die dreigliederige Struktur der Radialstacheln bis in die kleinsten Einzelheiten bedingt ist durch die Funktion dieser Skelettteile als Träger der Sarkodehaut, und daß sie also damit auch indirekt in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis steht zu der bedeutenden Größe, welche *Auloscena verticillus* als Tiefen- und Kaltwasserbewohnerin aufweist.

Gehen wir nun zu der planktonischen Warmwasserform, *Auloscena pelagica*, über (Fig. 6). Auch hier sind Fuß und Schaft in ähnlicher Weise entwickelt, wie bei der Tiefen- und Kaltwasserform, dagegen ist keine terminale Krone vorhanden, und an ihre Stelle treten 4 oder 5 Quirle von je 3 kurzen, knöpfchenträgenden Aesten. Entsprechend diesem Aufbau der Stacheln spannt sich denn auch die Sarkodehaut nicht tangential über die Köpfe der Stacheln hinweg, sondern sie legt sich scheidenförmig jedem ein-

---

1) Vgl. H. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904, p. 172; derselbe, Eine botanische Tropenreise, Leipzig 1893, p. 185, Fig. 36.

zelen Stachel an, indem sie mindestens von den 3 obersten Quirlen getragen und festgehalten wird.

Welche Bedeutung hat nun diese, vom Bau des Verticillusstachels in einigen wesentlichen Punkten abweichende Struktur?

Es wurde oben gesagt, daß, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der geringen Größe, welche die planktonischen Warmwasserformen in der Regel aufweisen, die extrakalymmale Sarkodeschicht derselben niemals den Grad von Differenzierung, insbesondere eine solche Derbheit und Resistenz besitzt, wie diejenige der Tiefen- und Kaltwasserformen, daß vielmehr der Weichkörper, auch ohne eine deutliche Hülle, schon auf Grund seiner eigenen Kohäsion im stande ist, die Kugelform zu bewahren. Ob freilich mit dem Hinweis auf den zwerghaften Wuchs alle Ursachen erschöpft sind, durch welche die Zartheit des Weichkörpers und die geringe Ausbildung der Oberflächenschicht bedingt sind, mag dahingestellt sein. Jedenfalls dürfte aus einem Vergleich der verschiedenen planktonischen Warmwasserformen hervorgehen, daß bei denselben die Außenschichten des Weichkörpers offenbar einen in zahlreichen Punkten einer regelmäßigen Fläche angreifenden Stützapparat entbehren können, wie er durch die in gleicher Höhe und regelmäßiger Verteilung angeordneten Arme der Verticilluskronen in so vollkommener Weise repräsentiert wird. Vielmehr übernehmen bei den planktonischen Warmwasserformen die Radialstacheln mit ihren Astquirlen eine andere, mit der Beschaffenheit des Mediums zusammenhängende Funktion. Indem nämlich durch die quirltragenden Endabschnitte der Radialstacheln die Oberflächenschicht des Weichkörpers in scheidenförmige Fortsätze ausgezogen wird, kommt eine bedeutende Oberflächenvergrößerung des Weichkörpers, eine Veränderung des Querschnittes ( $q$ ), zu stande, eine Formbildung, welche wohl als Anpassung an die geringere innere Reibung und Dichtigkeit des warmen Oberflächenwassers aufzufassen ist, möglicherweise aber auch mit der Nahrungsbeschaffung im Zusammenhange steht, insofern ja bekanntlich das Mikroplankton des Warmwassers, was die Individuenfülle anbelangt, hinter dem des Kaltwassers wesentlich zurücksteht.

Fassen wir zunächst das bisher Gesagte zusammen. Wir sehen bei einem Vergleich von *Aulosцена verticillus* und *pelagica*, daß bei ersterer die kandelaberartige Anordnung der Appendikularorgane die offenbare Bedeutung hat, daß die stark entwickelte Sarkodehaut auf Grund einer gleich-

mäßigen Verteilung der Stützpunkte in gleichmäßigem Abstände von der Gitterschale festgehalten wird, während bei letzterer durch die ährenförmige Struktur der Radialstacheln fingerförmige Ausstülpungen und dementsprechend tiefe Einbuchtungen des Weichkörpers zu stande kommen. Oder kürzer: bei der Tiefen- und Kaltwasserform zielt die Skelettstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommnung des Stützapparates ab, während bei der planktonischen Warmwasserform die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet.

Gegensätze ganz ähnlicher Art, wie sie uns eben der Vergleich von *Aulosцена verticillus* und *pelagica* geliefert hat, finden sich nun auch innerhalb der Familie der Sagosphäriden, wie denn überhaupt die Aulosphäriden und Sagosphäriden eine ganze Anzahl von überraschenden Konvergenzerscheinungen aufweisen. So kann z. B. dem Paare *Aulosцена verticillus* und *pelagica* das Paar *Sagenosцена irmingeriana* (Fig. 9) und *Sagosцена elegans* (Fig. 10) als ein bis in kleinste Einzelheiten entsprechendes Seitenstück gegenübergestellt werden.

Von diesen beiden Sagosphäriden ist *Sagenosцена irmingeriana* (Fig. 9) eine große, kugelige oder birnförmige Kaltwasserform, welche von BORGERT als Bewohnerin der Irmingersee beschrieben, von der „Valdivia“ und vom „Gauß“ dagegen zahlreich in der Antarktis gefischt wurde und demnach zu den ausgesprochen bipolaren Arten zu rechnen ist. Im Gegensatz dazu wurde die *Sagosцена elegans* (Fig. 10) von der „Valdivia“ an zahlreichen Stellen des tropischen Atlantik und Indik, und zwar stets in vollständigen Exemplaren, erbeutet. Es würde demnach diese Art als eine „planktonische Warmwasserform“ zu betrachten sein, wenn nicht Bruchstücke derselben vom „National“ auch in der Irmingersee und im Labradorstrom aufgefunden worden wären. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich also, ähnlich wie bei manchen anderen Oberflächenformen, von ihren hauptsächlichen Wohnsitzen, den äquatorialen Meeresgebieten aus, bis in die nordwestlichen Teile des Atlantik herein, also in den der Südspitze von Grönland benachbarten Stromwirbel, in welchem überhaupt die Warm- und Kaltwasserformen der Tripyleen vielfach durcheinander gemischt zu sein scheinen. Im ganzen wird man aber doch sagen dürfen, daß, während in der *Sagenosцена irmingeriana* nach unseren bisherigen Befunden eine typische Kaltwasserform verkörpert ist,



die *Sagoscena elegans* ihrem hauptsächlichlichen Vorkommen und ihrem ganzen Habitus nach den planktonischen Warmwasserformen zuzurechnen, jedenfalls aber als eine ausgesprochene Oberflächenform zu betrachten ist.

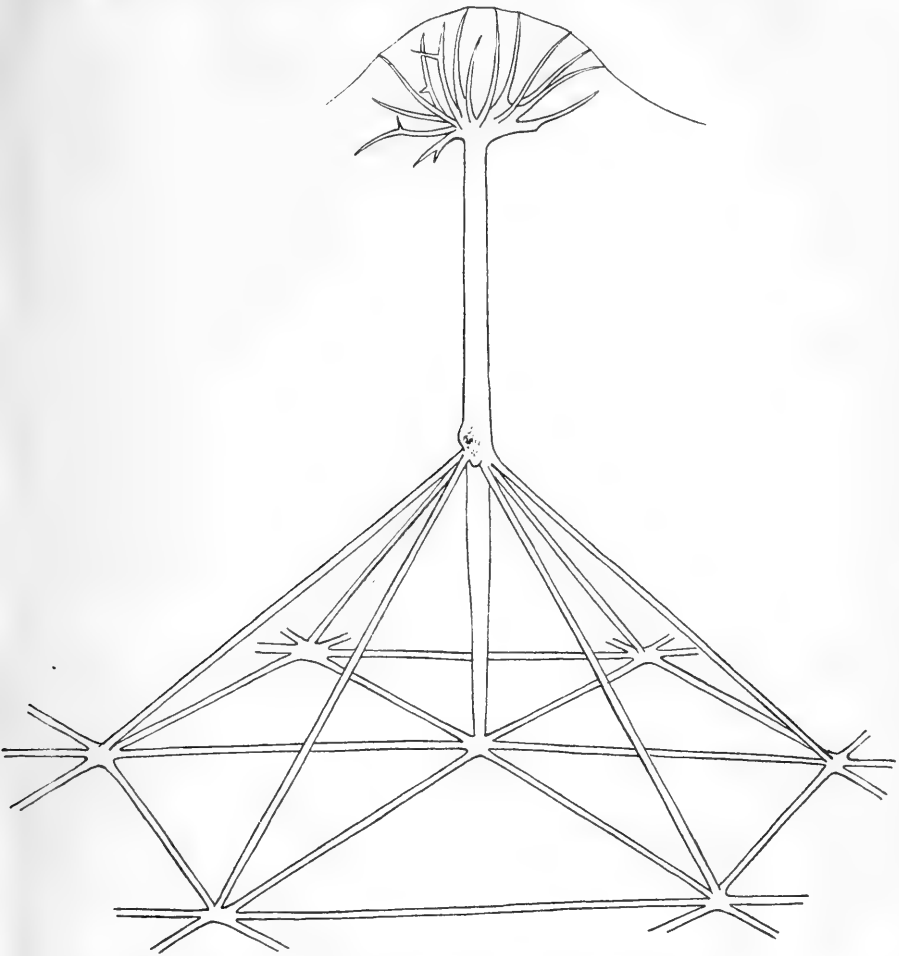


Fig. 9. Radialstachel und Pyramide von *Sagoscena irmingeriana*.

Betrachten wir zunächst die *Sagoscena irmingeriana*. Bei dieser Form sind die Radialstacheln in der nämlichen Weise gegliedert, wie bei *Auloscena verticillus*, jedoch zeigt die „Krone“ keine regelmäßig-strahlige Anordnung der Arme, vielmehr treten dieselben wie die Blätter einer Dracäne büschelförmig auseinander, ferner besitzt der „Schaff“, wie überhaupt die Skeletteile der

Sagosphäriden, nicht die Form eines Hohlcyinders, sondern er ist von massiver Beschaffenheit, und endlich wird auch der „Fuß“ nicht durch eine einfache Erhebung eines polygonalen Feldes der Gitterschale gebildet, vielmehr stellt derselbe ein der Schale aufgesetztes Zelt dar, welches sich aus 5—7 in der Spitze konvergierenden Außenstäben und einem etwas stärkeren, in den Schaft sich fortsetzenden Axialstab zusammensetzt. Nicht selten setzen sich übrigens auch 2 oder 3 der Außenstäbe über die Spitze des Zeltes hinaus fort und können dann kleine, mehr unregelmäßig geformte Nebenkronen tragen.

Was weiter die Sarkodehaut anbelangt, so spannt sich dieselbe, wie bei *Aulosцена verticillus*, so auch bei *Sagenoscena irmingeriana* gleichmäßig über die einzelnen Kronen hinweg, indem sie gewissermaßen den Spitzen der Arme folgt und nur zwischen den einzelnen Radialstacheln flache, muldenförmige Einsenkungen bildet.

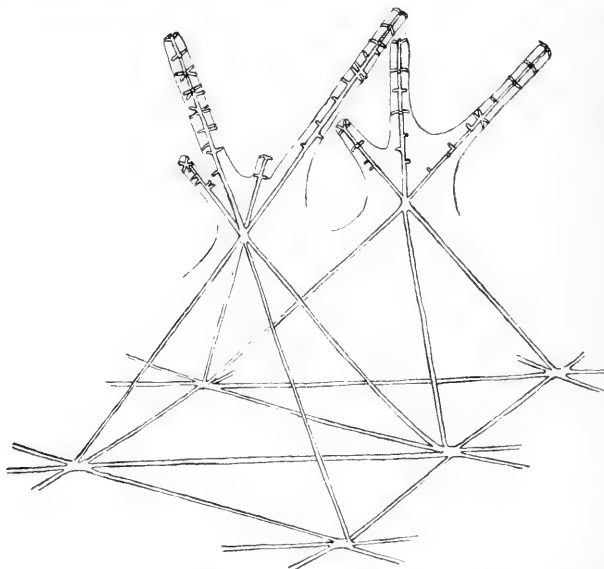


Fig. 10. Zwei Zelte von *Sagozooecia elegans*.

Ebenso wie der *Aulosцена verticillus* die *Aulosцена pelagica* gegenübersteht, so findet auch die *Sagenoscena irmingeriana* in der *Sagozooecia elegans* (Fig. 10) ein planktonisches Gegenstück. Bei letzterer sind, wie bei *Aulosцена pelagica*, die Stacheläste quirlförmig am Schaft angeordnet und zwar erheben sich, wenigstens bei meinem tropischen Material, je 3 oder 4 quirltragende

Schäfte auf den regelmäßig drei- oder vierseitigen, der Gitterschale aufgesetzten Zelten. Es ist also im Vergleich zur *Aulosцена pelagica* eine Vermehrung der Schäfte eingetreten, aber im übrigen lassen sich die Astquirle, die Schäfte und Fußpyramiden beider Formen in funktioneller Hinsicht durchaus miteinander vergleichen. Es ist dabei allerdings im Auge zu behalten, daß es sich, wie wir schon aus dem Vergleich zwischen *Aulosцена verticillus* und *Sagenosцена irmingeriana* wissen, nicht um vollkommene Homologiebildungen, sondern zum Teil nur um Analogien handelt. Insbesondere ist als genereller Unterschied nochmals hervorzuheben, daß bei *Sagosцена elegans*, wie bei den Sagosphäriden überhaupt, die Skelettteile nicht durch Hohlröhren, sondern durch sehr elastische Stäbe gebildet werden, und daß die Pyramiden nicht einfache Erhebungen der Schalenpolygone, sondern zeltartige, der Gitterschale aufgesetzte Sonderbildungen sind.

Es sei schließlich noch hinzugefügt, daß sich auch bei *Sagosцена elegans* die Sarkodehaut scheidenartig um die einzelnen quirltragenden Aeste herumlegt, und daß also auf diese Weise infolge der beträchtlichen Anzahl von Apikalstacheln eine ganz bedeutende Oberflächenvergrößerung erzielt wird.

Aus der Betrachtung der beiden Sagosphäriden geht hervor, daß auch hier bei der Kaltwasserform die Verstärkung des Stützapparates und die Verteilung der Stützpunkte auf eine von der Gitterschale annähernd gleichmäßig abstehende Fläche, bei der Warmwasser- und Oberflächenform die Vergrößerung der Körperoberfläche gewissermaßen das Leitmotiv bei der Skelettbildung ist. Es liegen demnach in den beiden Tripyleenfamilien die gleichen Ziele und Bauprinzipien vor, und nur die Ausführung geht im einzelnen verschiedene Wege. Daß insbesondere der „Fuß“ des Radialstachels bei den Aulosphäriden durch eine einfache Erhebung der Gitterschale, bei den Sagosphäriden durch einen zeltartigen Aufsatz gebildet wird, läßt sich wohl durch die Verschiedenheit des zur Verfügung stehenden Baumaterials erklären. Bei *Aulosцена* kommen verhältnismäßig selbständige, nicht allzu biegsame und durch Gelenke verbundene Skelettröhren zur Verwendung, wodurch die Bildung von freien, einer zentralen Unterstützung entbehrenden Gewölben ermöglicht wird, dagegen bringt es wohl bei den Sagosphäriden die außerordentlich zarte und biegsame Beschaffenheit der Skelettbalken und ihre einfache, ein geringeres Maß von Bruchsicherheit leistende Verbindungsweise

mit sich, daß als Unterlage für die Zelte eine zusammenhängende Gitterschale erforderlich ist.

Einschränkungen. Es fragt sich nun in erster Linie, ob es sich bei den bisher geschilderten Beziehungen zwischen Skelettstruktur und äußerem Medium um ein ganz konstantes, gesetzmäßiges Verhältnis handelt, ob also im speziellen Kronen- und Kandelaberbildung nur im Tiefen- und Kaltwasser, mehrfache Quirlbildung nur im Oberflächen- und Warmwasser vorkommt.

Diese Frage dürfte sich nach dem vorliegenden Material dahin beantworten lassen, daß für die Gesamtheit der Aulosphäriden und Sagosphäriden dieses Verhältnis allerdings nicht als ein Gesetz, aber doch als eine Regel bezeichnet werden muß, daß wir insbesondere dann die Beziehungen zwischen Skelettstruktur und Beschaffenheit des Wassers klar hervortreten sehen, wenn wir nächstverwandte, zu einer engeren Gruppe, also zu einer Großart oder Gattung gehörige Formen miteinander vergleichen, und schließlich, daß sich wenigstens einige der tatsächlich bestehenden Ausnahmen schon jetzt auf die Wirkung anderweitiger Mediumeinflüsse und Lebensverhältnisse zurückführen lassen.

Ehe wir auf den Einfluß dieser neuen Faktoren eingehen, soll noch an einem Beispiel gezeigt werden, wie sich die Wirkung der verschiedenen Temperatur und inneren Reibung des Wassers sogar innerhalb einer und derselben Art, beim Uebergang von einer geographischen Unterart zur anderen, geltend macht.

Unter der HAECKELschen Speciesbezeichnung *Aulosphaera bisternaria* fasse ich alle diejenigen Formen von *Aulosphaera* zusammen, bei welchen an jedem Radialstachel zwei Quirle von knöpfchentragenden Aesten als Stützapparat für die extrakalymmale Sarkodeschicht ausgebildet sind (Fig. 11). Als weiteres charakteristisches Merkmal kommt hinzu, daß die Aeste des proximalen Quirles länger sind als die des distalen, im übrigen ist aber ihre Zahl und Anordnung eine sehr verschiedene, und die HAECKELsche Bezeichnung „*bisternaria*“ ist daher, streng genommen, nur auf einige wenige Varietäten und Individuen anwendbar, bei welchen 3 proximale und 3 distale Aeste so regelmäßig alternieren, daß die 6 Aeste in 6 verschiedenen Meridionalebenen liegen <sup>1)</sup>.

---

1) Mit der Großart *Aulosphaera bisternaria* dürfte auch der BORGERtsche *Aulatractus septentrionalis* zusammenfallen, welcher wegen seiner ellipsoidischen oder eiförmigen Schale nicht der Gat-

Die Verbreitung der *Aulosphaera bisternaria* ist eine sehr weite. Es wurde diese Art von der „Valdivia“ und vom „Gauß“ sowohl in den wärmeren Gebieten des Atlantik und Indik, als auch in der Antarktis erbeutet, und eine zweifellos hierher gehörige, als *Aulatractus septentrionalis* bezeichnete Form wird von BORGERT von je einem Fundorte aus der Irmingersee und dem Labradorstrom beschrieben. Innerhalb dieses großen Verbreitungsgebietes sind nun die verschiedenen, nach der Zahl und Anordnung der Stacheläste zu unterscheidenden Varietäten nicht unregelmäßig durcheinander gemischt, vielmehr ergibt sich aus dem mir vorliegenden Material, daß die beiden extremsten Typen einerseits im Oberflächenwasser der warmen Meere, andererseits im Kaltwasser der Antarktis gefunden werden, während die in der Mitte stehenden Formen eine mehr allgemeinere Verbreitung haben.

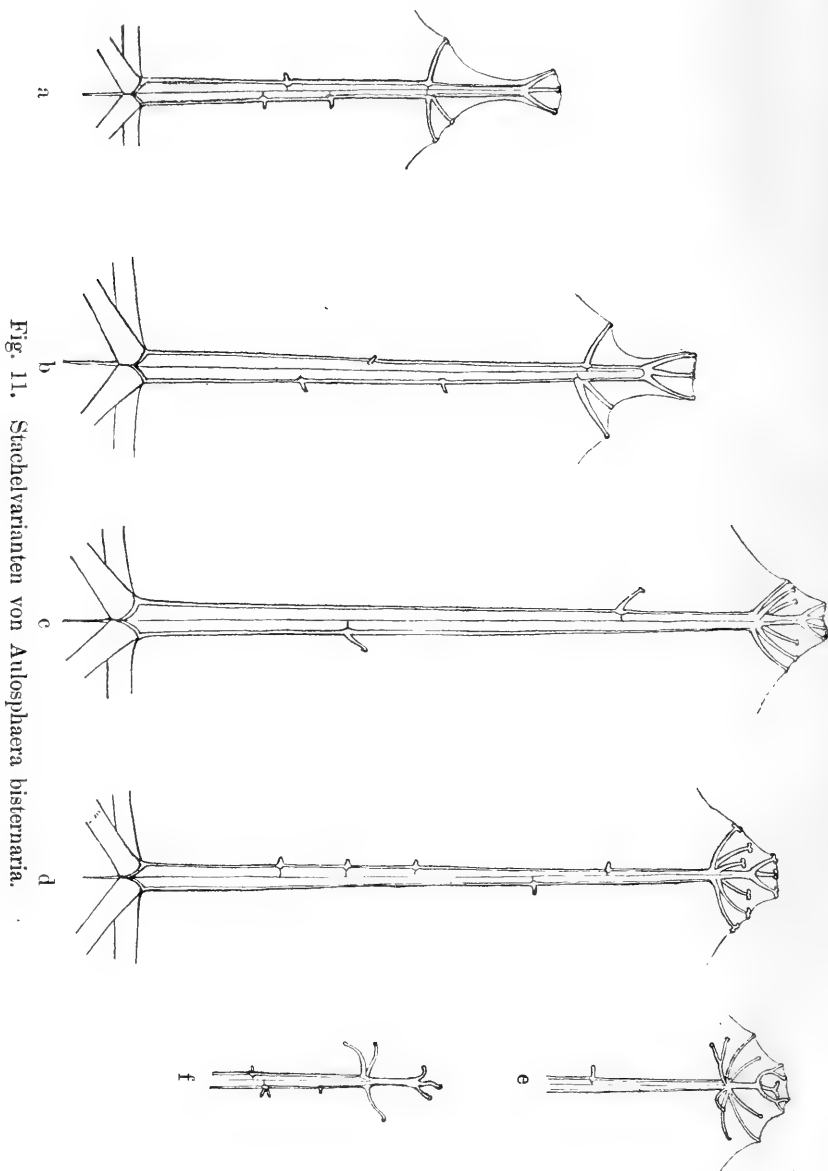
Die Figurenreihe 11a—f läßt insbesondere erkennen, daß beim Uebergang vom warmen Oberflächenwasser des Indik zum Kaltwasser der Antarktis sich ein Wechsel in der Weise vollzieht, daß der proximale Quirl näher an den distalen heranrückt und gleichzeitig die Zahl der Aeste und ihrer Endknöpfchen eine wesentliche Vermehrung zeigt. Während also in dem einen extremen Falle die besondere Anordnung der Stacheläste zur Bildung von eigentlichen plasmatischen Stachelscheiden und damit zu einer erheblichen Oberflächenvergrößerung des ganzen Weichkörpers führt (Fig. 11a), vereinigen sich im anderen Extrem die Aeste beider Quirle zu einer kandelaberartigen Bildung und bieten so der stärker entwickelten Sarkodehaut eine große Anzahl von näher zusammengерückten Stützpunkten (Fig. 11e).

Es sei bezüglich der einzelnen hier abgebildeten Formen nur noch folgendes hinzugefügt. Fig. 11a stammt von einer planktonischen Form des tropischen Indik (Stat. 215, qu. 200) und zeigt 2 weit auseinanderstehende Quirle von je 3, mit schwach entwickelten Endknöpfchen versehenen Aesten. Die Sarkode ist zwischen den beiden Quirlen stark eingezogen und bildet eine sanduhrförmige Stachelscheide, so daß die Oberfläche des Weichkörpers eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung erfährt.

---

tung *Aulosphaera*, sondern der Gattung *Aulatractus* einverleibt wurde. Bei den großen individuellen Verschiedenheiten, welche die Aulosphäriden und Sagosphäriden hinsichtlich der Schalenform aufweisen, scheint mir eine solche Einteilung nicht statthaft zu sein, vielmehr ist wohl auch die BORGERTSche „Art“ in dem Formenkreise der *Aulosphaera bisternaria* unterzubringen.

Die Fig. 11b gibt einen Stachel derjenigen Form wieder, welche von der „Valdivia“ fast auf jeder Station des tropischen Indik und außerdem vom „Gauß“ auch an einigen Punkten des Guineastromes mit dem Vertikalnetz gefischt wurde. Diese Varietät entspricht im wesentlichen der vorigen, jedoch sind die Stacheln



länger und kräftiger, und die Quirle stehen weniger weit auseinander. In welchen Tiefen diese Form heimisch ist, läßt sich nicht mit Sicherheit ermitteln, jedoch weist ihr ganzer Habitus auf ein mehr planktonisches Vorkommen hin.

Die Figuren 11c—e geben sodann die Stacheln einiger antarktischer Exemplare wieder. Die erste Form (Fig. 11c) zeigt die Quirle bereits ziemlich dicht beieinander, die Zahl der Aeste vermehrt (außen 4, innen 6) und die Endpolster vergrößert, die zweite (Fig. 11d) weist doppelte Endpolster auf, und bei der dritten (Fig. 11e) ist eine Spaltung der äußeren und eine abermalige Vermehrung der inneren Aeste zu erkennen, so daß oben 6, unten 8 Aeste vorhanden sind<sup>1)</sup>.

Die Variationsreihe von *Aulosphaera bisternaria* birgt demnach, was die Ausbildung der distalen Stachelpartien anbelangt, die nämlichen Gegensätze in sich, welche die beiden zuerst besprochenen Paare von Beispielen in besonders ausgeprägter Weise hervortreten lassen, und Aehnliches ließe sich noch für eine Reihe von anderen Formengruppen sagen. Es wurde indessen schon bemerkt, daß sich jene Gegensätze nicht mit strenger Gesetzmäßigkeit durch sämtliche Gruppen der Aulosphäriden und Sago-sphäriden hindurch verfolgen lassen, in der Weise, daß etwa sämtliche Tiefen- und Kaltwasserformen dem verticillus-Typus, sämtliche Plankton- und Warmwasserformen dem pelagica-Typus entsprechen würden, und ebenso wurde bereits angedeutet, daß die besondere Ausbildung des Skelettes offenbar auch durch andere Verhältnisse mitbedingt sein kann als durch die innere Reibung und Dichte des Wassers, soweit sich dieselben als Funktionen der

---

1) An einer Stelle der Antarktis wurden auch einige Exemplare gefischt, welche fast vollkommen mit der vom „Challenger“ in der Antarktis (St. 156) und zwar an der Oberfläche erbeuteten *Aulosphaera bisternaria* HAECKEL übereinstimmen. Indessen zeigen meine Exemplare auffallend viele Verkrümmungen und Verbildungen der Stacheläste (Fig. 11f), so daß sie als Krüppelformen erscheinen und ihr Vorkommen in der Antarktis möglicherweise als nicht ganz normal betrachtet werden darf.

Die von BORGERT beschriebenen, von je einer Station der Irmingersee und des Labradorstromes stammenden Exemplare von *Aulatractus septentrionalis* stimmen teils mit dem Typus b, teils mit dem Typus e überein. Es darf vielleicht auch hier darauf hingewiesen werden, daß die genannten Meeresteile die Kalt- und Warmwasserformen der Tripyleen vielfach durcheinander gemischt zeigen.

Temperatur und des Salzgehaltes darstellen. Vielmehr wird man von vornherein annehmen dürfen, daß sich das Skelett nicht nur verschiedenen anderen äußeren Faktoren anpassen, sondern auch durch Uebernahme neuer Leistungen weitere Modifikationen erfahren kann, und in der Tat ergibt das mir vorliegende Material wenigstens einige Hinweise in diesen beiden Richtungen.

Es war mir wiederholt aufgefallen, daß sich in den Vertikalnetzzügen neben einer großen Menge zartgebauter Aulosphaeriden einzelne Exemplare von ungemein grobmaschigen, mit dickwandigen, pfostenartigen Stacheln versehene Formen vorfanden. Die Figuren 12—14 stellen die Radialstacheln der letzteren in der nämlichen Vergrößerung dar, in welcher auch die sämtlichen bisher besprochenen Formen wiedergegeben sind. Sie zeigen, daß bei sämtlichen drei Arten insbesondere die distalen Stachelabschnitte eine bedeutende Wanddicke aufweisen, und es sei nur hinzugefügt, daß die Stacheln eben infolge dieser Derbwandigkeit körnig-undurchsichtig und von gelblicher oder braun-gelber Farbe erscheinen.

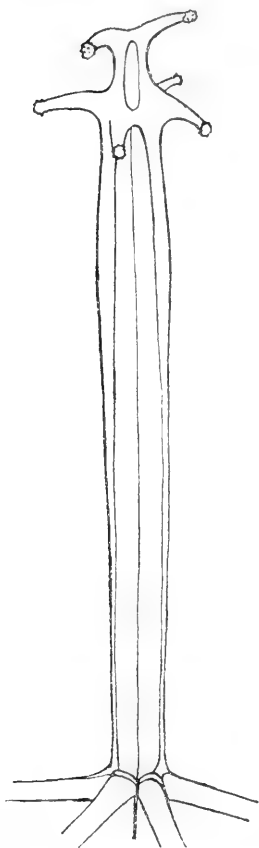


Fig. 12a.

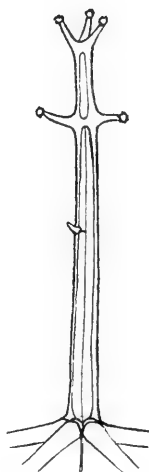


Fig. 12b.

Fig. 12. *Aulosphaera robusta*. a Stachel vom stumpfen, b vom spitzen Pol.

Die erste dieser Formen, *Aulosphaera robusta* n. sp. (Fig. 12a und b), wurde am Außenrand des Benguelastromes und in der Antarktis gefischt. Sie steht, was die Anordnung der Astquirle anbelangt, dem Formenkreise der *Aulosphaera bisternaria* sehr



nahe und ist, abgesehen von der derben Beschaffenheit des Skelettes, durch die große Verschiedenheit der Stacheln des stumpfen und spitzen Schalenpoles gekennzeichnet. Die beiden anderen Arten, die im Südäquatorialstrom erbeutete *Aulosцена robustissima* n. sp. (Fig. 13) und die *Aul. atlantica* n. sp. des Golfstromes (Fig. 14),

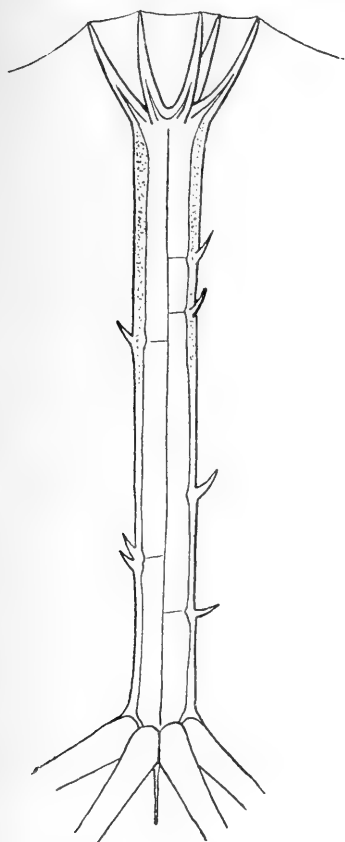


Fig. 13.

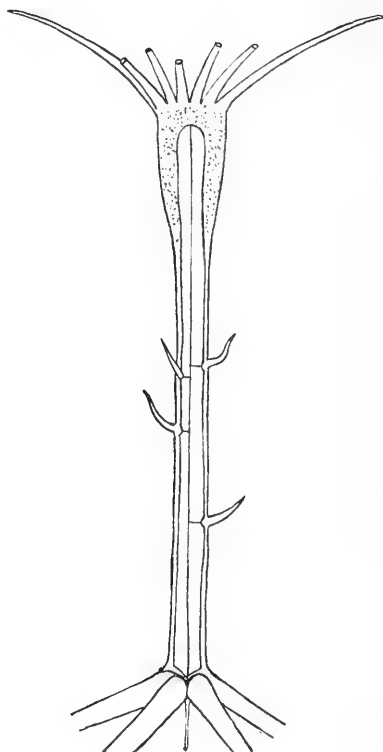
Fig. 13. *Aulosцена robustissima*.

Fig. 14.

Fig. 14. *Aulosцена atlantica*.

bilden Modifikationen des verticillus-Typus, welche insofern von größerem Interesse sind, als sie auf zwei verschiedenen Wegen den gleichen Zweck, nämlich die Erhöhung der Druckfestigkeit, erreichen.

Welche Verhältnisse des äußeren Mediums erfordern eine solche Verstärkung des Stützapparates?

Da sämtliche Individuen der drei genannten Arten im Vertikalnetz erbeutet wurden, so läßt sich nicht direkt bestimmen, aus welchen Tiefen dieselben stammen. Da aber ähnlich gebaute Formen niemals in den Oberflächenschichten erbeutet wurden, da im Gegenteil die eigentlich planktonischen Arten durch besonders zartwandige Skelette charakterisiert sind, so wird man mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit sagen dürfen, daß die betreffenden Arten ausgesprochene Tiefenbewohner sind. Diese Annahme läßt sich weiterhin noch stützen durch Heranziehung anderer ähnlich gebauter Formen, deren Lebensbedingungen genauer bekannt sind. Wie ich früher gezeigt habe<sup>1)</sup>, sind innerhalb der Familien der Challengeriden und Conchariden die ausgesprochenen Tiefenformen, also die Bewohner der dritten, von 1000—4000 m reichenden Tripyleenschicht, abgesehen von anderen Merkmalen, vor allem durch die bedeutende Größe, durch die Dicke der Schalenwandung und die gelbliche Färbung derselben charakterisiert. Besonders schön treten diese Merkmale hervor bei *Challengeria Naresii*, welche in einer ganzen Reihe von Schließnetzfangen aus den Tiefen 1000—1500 (St. 120, 136), 2400—2700 (St. 48) und 2700—3300 m (St. 133) in lebensfrischen Exemplaren erbeutet wurde, und ebenso bei *Challengeria Thomsoni*, welche eine ziemlich regelmäßige Begleiterin der erstgenannten Art zu sein scheint. Es liegt nun die Annahme nahe, daß, ebenso wie *Challengeria Naresii* und *Thomsoni* als tiefenbewohnende Gegenstücke der zartschaligen planktonischen Formen *Ch. xiphodon* und *tridens* nachgewiesen werden konnten, so auch die drei beschriebenen, kräftiger gebauten Aulosphäriden aus größeren Tiefen stammende Formen sind, bei denen die Dickwandigkeit der Stacheln in irgend einer Weise mit den besonderen Lebensbedingungen in Zusammenhang steht.

Man könnte in erster Linie daran denken, daß die Verstärkung des Skelettes in einer direkten Beziehung zur Zunahme des Druckes stehe. Indessen muß diese Annahme aus verschiedenen Gründen abgewiesen werden, vor allem ist zu sagen, daß es sehr zweifelhaft ist, ob die Skelettröhren der Aulosphäriden vollkommen abgeschlossene Hohlgebilde sind, ob also die Voraussetzung erfüllt ist, von welcher aus allein eine direkte Abhängigkeit der Wandstärke vom umgebenden, allseitig wirkenden Druck erwartet werden kann.

Schon HAECKEL hat auf die Tatsache hingewiesen, daß bei

1) l. c. p. 134 ff.

Aulosphäriden- und Cannosphäridenskeletten, welche durch Erhitzen gereinigt oder mit heißen Mineralsäuren behandelt und dann getrocknet wurden, die hohlen Röhren sich mit Luft füllen, so allerdings, daß die Luftinhalte benachbarter Röhren sich als wohlgesonderte, durch die Astralsepten voneinander getrennte Blasen darstellen. HAECKEL glaubt diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären zu können, daß jede Röhre an ihren Enden poren- oder spaltenförmige Oeffnungen besitzt, welche mit den „nodal cavities“, d. h. den flachen Vertiefungen, in welche die Radialstacheln eingelassen sind, kommunizieren.

R. HERTWIG bestreitet die Anwesenheit solcher Oeffnungen, und in der Tat ist an dem konservierten Material von einer Durchbohrung der Röhrenwandung, wenigstens direkt, nichts zu beobachten.

Indessen gelangt man durch einige einfache Versuche doch zu Anschauungen, welche denjenigen HAECKELS nahestehen. Bei meinen Untersuchungen über die Entstehung der blauen Farbe der Vogelfedern war ich auf das eigentümliche Verhalten der Luftblasen gegenüber den in die dickwandigen Markzellen eindringenden Reagenzien aufmerksam geworden, und diese Erfahrungen veranlaßten mich, an getrockneten Aulosphäridenskeletten das Eindringen verschiedener Flüssigkeiten bei stärkerer Vergrößerung zu untersuchen.

Setzt man zu dem über der Flamme getrockneten Skelett eine dickflüssige Substanz, z. B. Kanadabalsam, hinzu, so sieht man, daß die Flüssigkeit zunächst nur in abgebrochenen oder sonstwie verletzten Skelettröhren eindringt, während die vollständig intakten Röhren in ihrer ganzen Länge luftgefüllt bleiben (Fig. 15). In den abgebrochenen Röhren sieht man den Luftinhalt innerhalb weniger Minuten vor der vordringenden Flüssigkeit zurückweichen und sich zu einer kleinen Perle zusammenziehen, die sich in den letzten Phasen des Prozesses außerordentlich rasch verkleinert und zum Schluß plötzlich verschwindet (Fig. 15a und b). Inwieweit es sich bei diesen Vorgängen um eine Verdrängung der Luft oder um eine Zusammenziehung der durch die Erhitzung anfänglich ausgedehnten Luftblasen oder endlich um eine Resorption derselben im Lösungsmittel des Kanadabalsams handelt, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln. Möglicherweise wirken alle drei Faktoren zusammen: daß speziell der letztgenannte eine bedeutende Rolle spielt, scheint mir daraus hervorzugehen, daß auf älteren Kanadabalsampräparaten auch die nicht verletzten Skelett-

röhren zum großen Teil luftleer sind, eine Erscheinung, die wohl nur durch eine allmähliche Aufsaugung der Luft im Lösungsmittel des Kanadabalsams erklärt werden kann.

Ein anderes Bild erhält man bei Anwendung dünnflüssiger Zusätze, z. B. von Wasser, Alkohol oder Xylol. In den verletzten Röhren spielen sich die Vorgänge in ähnlicher Weise, wie bei Kanadabalsam, ab, dagegen sieht man, namentlich bei Anwendung von Alkohol und Xylol, daß auch in den intakten Skeletröhren unter dem Auge des Beobachters eine allmähliche Verdrängung der Luft erfolgen kann. Bezeichnend ist nun, daß diese Verdrängung ausschließlich von den Knotenpunkten aus vor sich geht (Fig. 16), und ferner ist hervorzuheben, daß die Flüssigkeit bald in allen, bald nur in einzelnen Röhren eines Sternes vordringt und daß in beiden Fällen ihr Vorrücken in benachbarten Röhren mit sehr ungleicher Geschwindigkeit vor sich geht. Der Versuch zeigt in erster Linie, daß die Flüssigkeit nicht von allen Seiten gleichmäßig durch die Wandung der Röhren diffundiert, sondern daß sie nur von den Enden der Röhren aus in dieselben hineingelangt, mag dies nun durch die an den Röhrenenden zu konstatierende geringere Wanddicke,

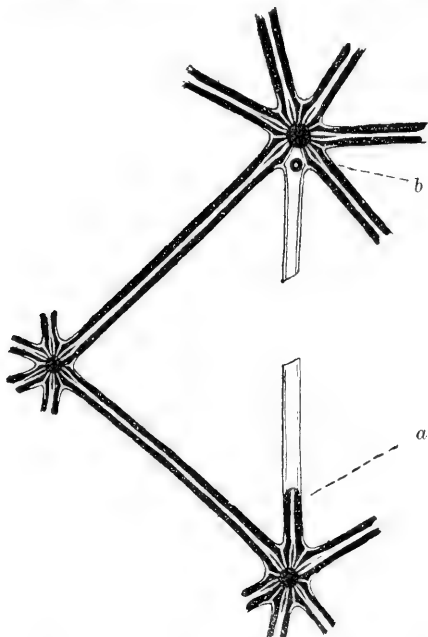


Fig. 15. Getrocknetes Aulatractus skelett, nach Zusatz von Kanadabalsam. Bei *a* und *b* Verschwinden der Luftblasen in den verletzten Skeletröhren.

oder, was wahrscheinlicher ist, durch das Vorhandensein von porenartigen Oeffnungen bedingt sein. Daß die Flüssigkeit nicht in allen Röhren eines Sternes gleichzeitig und gleich rasch eindringt, dürfte wohl damit zusammenhängen, daß beim Eintrocknen des Röhreninhaltes einzelne Oeffnungen mehr oder weniger verstopft werden und dadurch ein rasches Vordringen der Flüssigkeit verhindert wird.

Für unsere Frage, ob die Skeletröhren als vollkommen geschlossene Hohlgebilde betrachtet werden können, ist jedenfalls von

Wichtigkeit, daß mindestens beim abgetöteten und längere Zeit in Alkohol aufbewahrten Material Flüssigkeiten verschiedener Art von selber, d. h. ohne Anwendung höherer Drucke, von den Knotenpunkten aus in die Skelettröhren einzudringen im stande sind. Unter der Voraussetzung nun, daß Rückschlüsse auf das lebende Objekt erlaubt sind, wird man es als wenig wahrscheinlich bezeichnen müssen, daß die Skelettwandung ihren Inhalt gegen stärkere Außendrucke vollkommen abschließen kann, und daß also die Verdickung der Skelettwandung bei den Tiefenbewohnern ihre unmittelbare Ursache in dem stärkeren Wasserdruck hat.

Im übrigen spricht noch eine weitere Tatsache gegen die Annahme, daß die Verstärkung des Skelettes direkt mit der Zunahme des Druckes zusammenhängt. Gerade bei den Challenge-riden und Conchariden, bei welchen wir auf Grund der Schließnetz- und Stufenfänge in besonders schöner Weise eine Zunahme der Schalendicke bei zunehmender Wassertiefe feststellen können, handelt es sich ja in keiner Weise um ein abgeschlossenes Gehäuse. Vielmehr steht das primäre<sup>1)</sup>, von der Schale eingeschlossene Calymma mit den sekundären, die äußeren Skeletteile einhüllenden Weichkörperteilen durch zahlreiche porenartige Schalenöffnungen, bei den Challengeriden auch durch eine große Hauptöffnung in Verbindung.

Allem nach ist also die Dickwandigkeit der Skeletteile der Tripyleen nicht direkt durch den zunehmenden Außendruck bedingt, in der Weise, wie etwa die Dicke einer Kesselwandung sich nach der Größe des anzuwendenden Dampfdruckes richten muß. Dagegen dürfen wir zweifellos eine indirekte Beziehung zwischen der Stärke der Skeletteile und der Zunahme des Druckes annehmen, insofern außer Temperatur und Salzgehalt auch der Druck die innere Reibung und Dichtigkeit des Wassers beeinflusst. Mit der inneren Reibung und Wasserdichtigkeit hängt aber, wie wir ge-

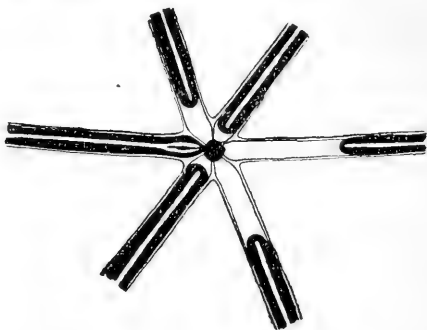


Fig. 16. Getrocknetes Aulactractus skelett, nach Zusatz von Alkohol oder Xylol. Verdrängung der Luft vom Knotenpunkte aus.

1) Die Bezeichnungen „primäres“ und „sekundäres“ Calymma stammen von HAECKEL.

sehen haben, die Beschaffenheit des Weichkörpers und insbesondere der extrakalymmalen Sarkodehaut zusammen, und durch diese Faktoren ist seinerseits wieder der Ausbildungsgrad des Skelettes bedingt.

Warum freilich in dieser Richtung zwischen den Kaltwasser- und eigentlichen Tiefenformen eine ausgesprochene Verschiedenheit besteht, warum es bei ersteren vorzugsweise auf eine Vermehrung der Stützpunkte für die Sarkodehaut abgesehen ist, während bei letzteren hauptsächlich eine Verstärkung des Skelettmaterials erfolgt, das entzieht sich vorläufig noch meiner Beurteilung.

Außer den dickwandigen Tiefenformen gibt es nun noch eine zweite Gruppe von Aulosphäriden, welche eine Ausnahme von unserer Regel bilden. Es sind dies Formen, bei welchen die Oberfläche des Weichkörpers durch die Radialstacheln nicht in unveränderlicher Weise fixiert wird, sondern bei den einzelnen Individuen ein verschiedenes Relief zeigt (Fig. 17).

Diejenige Form, bei welcher ich zuerst auf derartige Niveauschwankungen der Weichkörperoberfläche aufmerksam geworden bin, ist *Aulastrum spinosum* BORGERT (Fig. 17), eine bipolare Art, welche einerseits im Labradorstrom, andererseits in der Antarktis in großer Individuenzahl vorkommt. Was ihre Vertikalverteilung anbelangt, so wurde sie vom „Gauß“ in der Nähe der Winterstation in nahezu allen Vertikalnetzzügen erbeutet und kommt jedenfalls noch oberhalb des 100 m-Horizontes zahlreich vor.

Die Radialstacheln dieser Art sind mit 3 kurzen Endästen und mit zahlreichen schwach gekrümmten, knöpfchenträgenden, häufig paarweise angeordneten Seitenästen versehen, welche letztere im distalen Stachelabschnitt unterhalb der Endäste 2—3 Quirle zu bilden pflegen. Bezüglich der extrakalymmalen Sarkodehaut zeigen die mir vorliegenden Exemplare, wie gesagt, ein verschiedenes Verhalten. Bei einigen Individuen spannt sich dieselbe in ziemlich gleichmäßiger Fläche über die Enden der Radialstacheln hinweg, wie wir dies in ähnlicher Weise bei *Aulosцена verticillus* gefunden haben und wie es in der beigegegebenen Figur durch die punktierte Linie angedeutet worden ist. Bei anderen Exemplaren legt sich dagegen die Haut den Endknöpfchen der 2 oder 3 Astquirle an, so daß scheidenförmige Weichkörperbildungen, wie bei den planktonischen Warmwasserformen, entstehen (Fig. 17, untere Linie).

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier nicht um individuelle Variationen handelt, sondern daß das Volumen und die Oberfläche des Weichkörpers von *Aulastrum spinosum*

sum zeitlichen Schwankungen unterworfen ist, und man wird mit der Annahme nicht fehlgehen, daß diese Veränderungen mit einer Fähigkeit, im Wasser zu steigen und zu sinken, im Zusammenhang stehen.

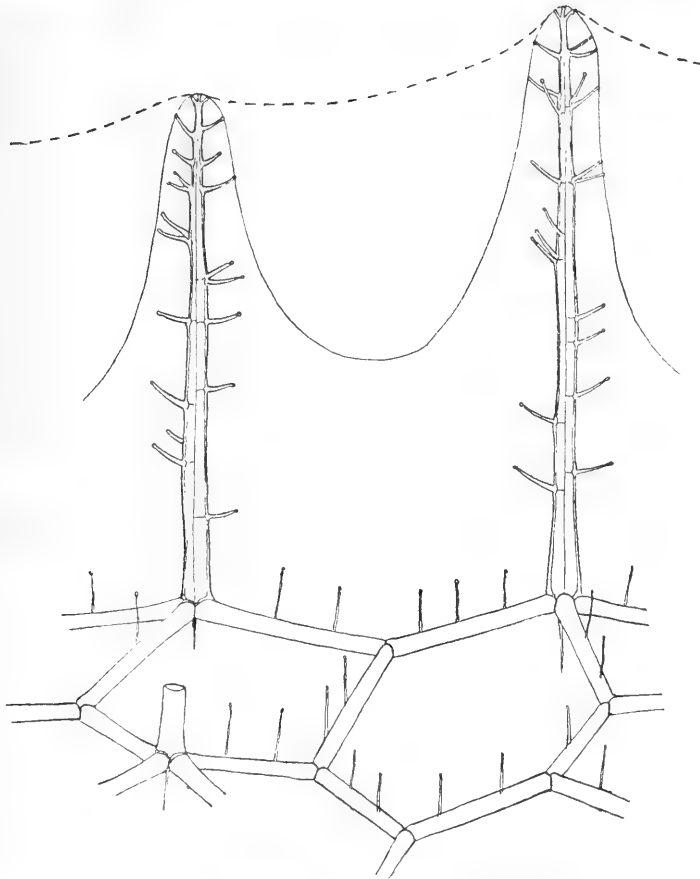


Fig. 17. Skelett von *Aulastrum spinosum*.

Durch R. HERTWIG, BRANDT und VERWORN<sup>1)</sup> wissen wir, daß bei den Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien die Substanz der Vakuolen und in vielen Fällen auch die Gallerte spe-

1) Vgl. insbesondere: K. BRANDT, Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. I. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), Bd. IX, 1897.

zifisch etwas leichter sind als das Meerwasser, und daß insbesondere das Schwinden der Vakuolen und damit die Volumverminderung des Körpers ein Niedersinken, ihre Neubildung ein Wiederaufsteigen zur Folge hat. Wenden wir diese Ergebnisse auf unser Aulastrum an, so wird für diese Form zu folgern sein, daß bei vermindertem Gesamtvolumen, also bei tief eingebuchteter Sarkodehaut, das Tier sinken müßte. Nun sehen wir aber, daß bei Aulastrum bei Verminderung des Volumens gleichzeitig auch diejenige Einrichtung in Wirkung tritt, die wir von den anderen planktonischen Warmwasserformen her als accessorischen Schwebeparaat kennen, nämlich die teilweise Freilegung der distalen Stachelenden und die dadurch hervorgerufene Erhöhung des Reibungswiderstandes. Es würden also im Falle einer Volumverminderung und Einbuchtung der Oberfläche zwei Faktoren einander entgegenwirken, nämlich einer, der die Senkung, und einer, der die Hebung des Tieres herbeiführt, und Entsprechendes würde eintreten bei einer Volumvergrößerung und der damit verbundenen relativen Glättung der Weichkörperoberfläche.

Ich glaube nun freilich nicht, daß diese Schwierigkeiten der Annahme im Wege stehen, daß die Schwankungen im Relief des Weichkörpers, wie sie bei Aulastrum zu beobachten sind, wirklich mit der Fähigkeit, vertikale Ortsveränderungen vorzunehmen, im Zusammenhang stehen.

Handelt es sich ja doch, wie insbesondere aus den Untersuchungen von BRANDT hervorgeht, beim Steigen und Sinken der Radiolarien um so außerordentlich geringe Gewichtsunterschiede, daß wir uns sehr wohl denken können, daß bei einer Art ein Faktor nicht in Betracht kommt, der bei einer anderen eine wichtige Rolle spielt. Es wäre also z. B. sehr wohl verständlich, daß speziell bei Aulastrum die durch Freilegung der Stachelenden an und für sich erzielte Vermehrung des Schwebevermögens nicht ins Gewicht fällt, weil diese Wirkung reichlich kompensiert wird durch die Verminderung des Vakuoleninhaltes und die dadurch bewirkte Erhöhung des spezifischen Gewichtes, und daß also auch hier bei Volumverminderung ein Sinken, bei Volumvergrößerung ein Steigen stattfindet.

Ich darf bei der Besprechung dieser Dinge wohl auch auf einige Aeüßerungen BRANDTS aufmerksam machen, welcher bezüglich der Frage, ob die Gallerte leichter oder schwerer als Meerwasser ist, vor Verallgemeinerung von Einzelbeobachtungen warnt. Nach BRANDT ist die Gallerte bei den einzelnen



Arten der koloniebildenden Radiolarien und ebenso der Colliden der Konsistenz und dem chemischen Verhalten nach sehr verschieden. „In manchen Fällen, nach VERWORN z. B. bei *Thalassicolla*, ist die Gallerte etwas schwerer als Seewasser, in anderen aber muß sie nach meinen früheren Beobachtungen etwas leichter sein als das umgebende Medium, denn ich habe jugendliche Kolonien angetroffen, welche frei schwebten, obwohl von Vakuolen nichts an ihnen zu sehen war.“ Wir sehen also, daß auch sonst bezüglich der Rolle, welche die einzelnen Bestandteile des Organismus bei der Schwebefähigkeit spielen, spezifische Unterschiede nachgewiesen werden können, und so wird es nicht befremdlich sein, wenn bei der Gattung *Aulastrum* andere Einrichtungen zur Ausbildung gelangt sind als bei *Aulosцена*, *Aulosphaera* und den *Sagosphäriden*.

---

Erweiterungen des Gebietes. Es wurde zu zeigen versucht, daß die Regel, wonach durch die besonderen Skelettbildungen bei den planktonischen Warmwasserformen eine Vergrößerung der Oberfläche, bei den Tiefen- und Kaltwasserformen eine Vermehrung der Stützpunkte erzielt wird, nur mit gewissen Einschränkungen Gültigkeit hat; auch konnten in einzelnen Fällen Faktoren äußerer oder innerer Art angegeben werden, auf welche wahrscheinlich das besondere Verhalten der Ausnahmefälle zurückzuführen ist.

Es soll nunmehr umgekehrt gezeigt werden, daß sich die bei den *Aulosphäriden* und *Sagosphäriden* erlangten Ergebnisse auch auf einige andere Verhältnisse übertragen lassen. Insbesondere soll der Nachweis versucht werden, daß die Bedeutung der eigentlichen Appendikularorgane bei allen *Tripyleen* im wesentlichen die nämliche ist.

In meiner ersten Mitteilung<sup>1)</sup> mußte ich es dahingestellt sein lassen, ob nicht wenigstens die Ankerfädchen, welche innerhalb der Ordnung der *Tripyleen* an zwei verschiedenen Stellen, nämlich bei den *Cannosphäriden* und *Cölographiden*, zur Ausbildung gelangt sind, und denen auch die merkwürdigen Anhänge der zu den *Aulacanthiden* gehörigen *Aulocoryne zetesios* FOWLER<sup>2)</sup> nahestehen, die Rolle von wirklichen Fangapparaten im Sinne

---

1) l. c. p. 127, Anm. 4.

2) Vgl. G. H. FOWLER, Contributions to our knowledge of the plankton of the Faeroe Channel. Proc. Zool. Soc. London, 1898, Taf. LXVI, Fig. 5, sowie BORGERT, Nord. Trip., p. 7, Fig. 5.

HAECKELS spielen. Inzwischen hat mich jedoch die genauere Untersuchung der Cannosphäriden zu der Ueberzeugung geführt, daß wenigstens bei dieser Gruppe auch die Ankerfädchen nichts anderes sind als Stützorgane, welche teils der extrakalymmalen Sarkodehaut, teils dem „Sarkoplegma“, d. h. dem innerhalb des Gallertmantels sich ausbreitenden plasmatischen Flechtwerk, eine größere Widerstandskraft gegen mechanische Anstöße verleihen. Auch für die Cölographiden glaube ich jetzt schon das nämliche mit Sicherheit behaupten zu dürfen, und so scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß auch die merkwürdige *Aulocoryne zetesios* keine Ausnahme in dieser Richtung bildet.

Fassen wir hier im speziellen die Cannosphäriden ins Auge. Das Skelett dieser Formen (Fig. 18) besteht aus 2 konzentrischen Schalen, von denen die äußere (*ä*) aus tangential gelagerten, in fünf- oder sechsseitigen Maschen angeordneten Hohlstacheln besteht und in ihren Knotenpunkten die verschieden gestalteten Radialstacheln trägt, während die innere (*i*) ein mit einer Hauptöffnung versehenes, bald solides, bald siebartig durchlöcherteres Gehäuse bildet. Beide Schalen sind durch sehr dünne Hohlröhren, die Radialbalken, miteinander verbunden. Dieselben bilden die direkten Fortsetzungen von kegel- oder warzenförmigen Erhebungen der inneren Schale und setzen in den Mittelpunkten der leicht geknickten Tangentialbalken der äußeren Schale an.

Das ganze System entspricht also im wesentlichen denjenigen Konstruktionen der Ingenieurmechanik, welche als „Fachwerke“ bezeichnet werden, und zwar können die beiden Schalen mit der äußeren und inneren „Gurtung“, die Radialbalken mit den „Füllungsgliedern“, und zwar speziell, da sie die Gurtungen unter rechtem Winkel treffen, mit sogen. „Ständern“ verglichen werden <sup>1)</sup>. Im übrigen liegt es nahe, auch auf die Anordnung des mechanischen oder Stützgewebes in den oberirdischen Organen der Pflanzen, in den Halmen, Blütenstengeln u. s. w. hinzuweisen <sup>2)</sup>.

1) Fachwerke von dieser speziellen Form werden auch als Ständerfachwerke bezeichnet. Ihnen stehen die Strebenfachwerke gegenüber, bei welchen die Füllungsglieder die Gurtungen unter spitzem Winkel treffen. Solche Strebenfachwerke werden in vollkommenster Weise durch die Doppelschalen von *Sagenarium* repräsentiert.

2) Vgl. G. HABERLANDT, Phys. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., p. 146 ff.

Die uns hier besonders interessierenden, mit dreiarmligen Ankern ausgestatteten Appendikularorgane, die sogen. „Ankerfädchen“, finden sich an zwei verschiedenen Stellen des Skelettes

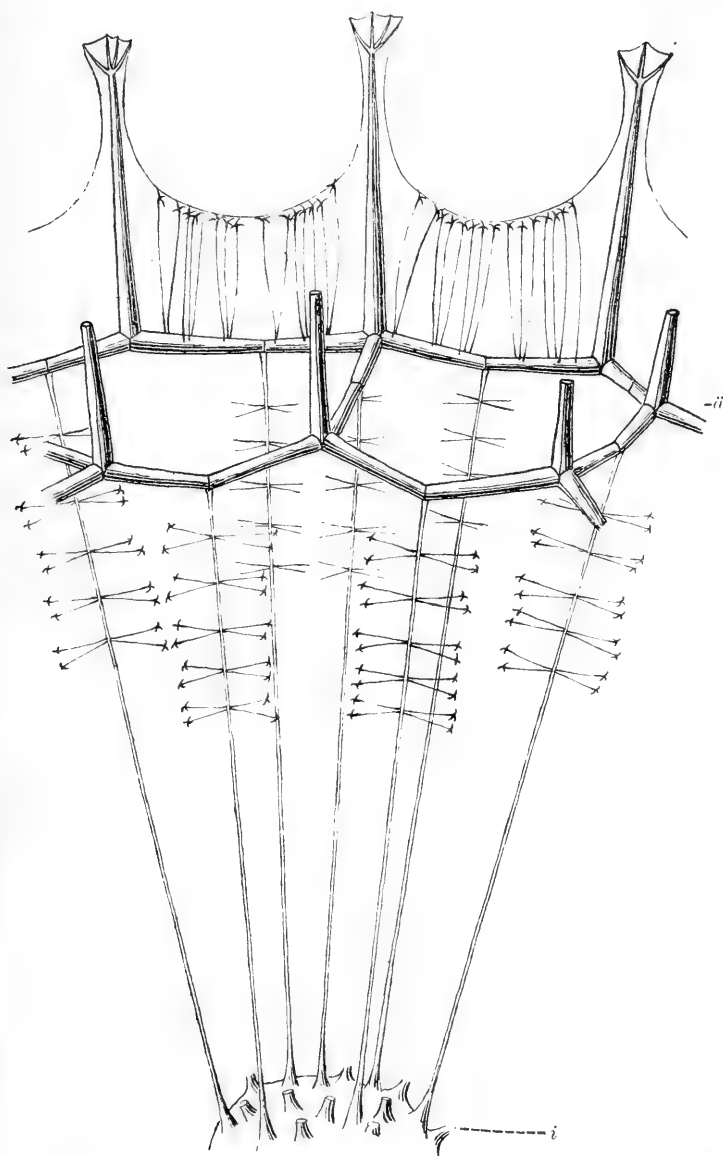


Fig. 18. Skelett von *Cannosphaera antarctica*. *ä* äußere Gitterschale, *i* inneres Gehäuse.

in etwas verschiedener Ausbildung vor<sup>1)</sup>. Zunächst sitzen etwas längere Fädchen mit derberen Ankern gruppenweise den Tangentialröhren der Außenschale auf, und zwar in der Weise, daß die 2 oder 3 Fädchen einer Gruppe auf der Außenfläche der Röhren nebeneinander, also jeweils auf einem kreisförmigen Zylinderschnitt, angeordnet sind. Im Gegensatz zu diesen, im wesentlichen eine radiale Stellung einnehmenden äußeren Ankerfädchen befinden sich etwas zierlichere Gebilde der gleichen Art an den distalen Abschnitten der Verbindungsstäbe. Dieselben stehen zu dreien, vieren oder fünfен quirlförmig beieinander und zeigen im allgemeinen eine tangentielle Richtung.

Welche Bedeutung haben nun diese in großer Zahl vorhandenen Appendikularorgane? Wenn man die zahlreichen *Cannosphaera*-Exemplare der antarktischen Fänge durchmustert, so findet man das Skelett fast stets erfüllt mit großen Mengen von Diatomeen, insbesondere mit den mächtigen Zylindern von *Corethron*. Da die meisten dieser Diatomeen mit langen, stachel- oder borstenförmigen Fortsätzen und speziell die *Corethron*-arten außerdem mit eigentümlichen Haken ausgestattet sind, so könnte man zunächst zu der Annahme gelangen, daß die Ankerfädchen von *Cannosphaera* die Bedeutung haben, sich mit den Fortsätzen der Diatomeen zu verstricken und dieselben festzuhalten. Indessen zeigt zunächst eine Untersuchung des Weichkörpers und insbesondere des Phäodiums intakter Exemplare, daß die Nahrung von *Cannosphaera* gar nicht aus diesen großen Charakterformen des antarktischen Planktons, sondern aus kleineren, stark verkielten Formen besteht. Ferner spricht gegen die Annahme, daß die Ankerfädchen Fangapparate darstellen, der Umstand, daß sie sich nicht an der Spitze der Radialstacheln, also an den äußersten Punkten des Skelettes, sondern in tieferen Horizonten befinden, und endlich ist vor allem darauf hinzuweisen, daß auch bei *Cannosphaera* der ganze Körper nach außen durch eine verhältnismäßig derbe, über die Radialstacheln in Form eines Baldachins ausgespannte Sarkodehaut abgeschlossen ist (Fig. 18). Diese extrakalymmale Sarkodehaut bildet zwischen den einzelnen Radialstacheln tiefe Einbuchtungen und erreicht so das Niveau der äußeren Anker, von denen sie in ähnlicher Weise gestützt wird, wie die Haut anderer Formen von den Spathillen und bedornten

---

1) Durch die folgenden Ausführungen soll die Beschreibung HAECKELS und BORGETS in einigen Punkten ergänzt werden.

Endpolstern. Im Hinblick auf die bei den Aulacanthiden, Aulosphäriden und Sagosphäriden bestehenden Verhältnisse haben wir allen Grund zu der Annahme, daß auch für Cannosphaera mit dieser stützenden Funktion die Bedeutung wenigstens der äußeren Ankerfädchen im wesentlichen erschöpft ist. Jedenfalls findet von dieser Anschauung aus der besondere Bau und die Anordnung derselben eine vollkommen befriedigende Erklärung. Daß aber auch den inneren, an den Radialstäben sitzenden Ankerfädchen in erster Linie eine stützende Funktion zukommt, darauf weist schon ihre Lage im Innern des Weichkörpers hin und wir werden sie daher, um eine der Morphologie der Kieselschwämme entlehnte Bezeichnungsweise zu benutzen, als „intermediäre Stützelemente“ anzusehen haben.

Auf Grund aller dieser Beobachtungen und Erwägungen halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß auch die Ankerfädchen der Cannosphäriden nichts anderes als stützende Skelettelemente sind, und daß sie also in funktioneller Hinsicht den mit Spathillen und Endknöpfchen ausgestatteten Appendikularorganen anderer Formen angereicht werden müssen.

Gehen wir von den Aulosphäriden, Cannosphäriden und Sagosphäriden zu den anderen Abteilungen der Tripyleen über, so lassen zunächst die Aulacanthiden, wie schon aus den einleitenden Abschnitten hervorgeht, in vieler Hinsicht eine enge Berührung speziell mit der erstgenannten Familie erkennen. Ich brauche nur an die Aulographis-Arten zu erinnern, deren Terminaläste wie die Arme eines Kandelabers den polsterartig aufgetriebenen Stachelenden aufsitzen und so eine der „Krone“ von Auloscena entsprechende Anordnung zeigen (Fig. 1 und 2), ferner an die verschiedenen Formen von Aulopathis, deren Verästelungsweise bald dem Typus von Aulosphaera bisternaria mit seinen 2 etagenförmig übereinander gelagerten Astquirlen folgt, bald an die Rispenform planktonischer Arten sich anlehnt<sup>1)</sup>. Im ganzen kann man sagen, daß von den verschiedenen Aulacanthiden in jeder nur denkbaren Weise das Ziel erreicht wird, an einem Hauptträger eine Anzahl von einfachen oder verzweigten Armen so zu verteilen, daß deren Endpunkte innerhalb regelmäßiger Flächen liegen. Damit hängt auch die Aehnlichkeit zusammen, welche die Stacheln verschiedener Aulacanthiden mit manchen Baumformen, mit Pappeln, Pinien, Araucarien, mit der Verästelung der Schlehen u. s. w. zeigen.

1) Vgl. frühere Mitteilung, p. 126.

Handelt es sich doch auch beim Aufbau eines Baumes im wesentlichen darum, ein Gerüst herzustellen, dessen Verzweigungen so angeordnet sind, daß die Endpunkte, d. h. die blättertragenden Zweige, bei größter Materialersparnis und bei geringster Hebelwirkung, nach Möglichkeit in die Peripherie verschoben (d. h. dem Lichte ausgesetzt) werden <sup>1)</sup>.

Es wurde bereits in der Einleitung erwähnt, daß es mir bei den Aulacanthiden bisher nicht geglückt ist, die einzelnen Verzweigungsformen der Radialstacheln zu bestimmten ökologischen Verhältnissen in Beziehung zu bringen. Die Schwierigkeit, solche Zusammenhänge aufzudecken, liegt darin, daß bei dem fast vollkommenen Fehlen der Aulacanthiden in Schließnetzfangen über die Tiefenverteilung der einzelnen Formen nur wenig mit Sicherheit ermittelt werden kann. Immerhin hoffe ich, gelegentlich einer nochmaligen Revision des gesamten, außerordentlich reichen Aulacanthidenmaterials der „Valdivia“- und „Gauß“-Ausbeute auch in dieser Hinsicht noch etwas weiterzukommen, und zwar scheint mir ein weiteres Eindringen um so wünschenswerter zu sein, als gerade für diese Familie durch die neueren Untersuchungen von IMMERMANN <sup>2)</sup> auch der erste Schritt in der Richtung einer kausalmechanischen Erklärung der Stachelformen getan ist.

Was die übrigen Familien der Tripyleen anbelangt, so sind bei den meisten derselben meine Einzeluntersuchungen noch nicht so weit gelangt, daß ich für dieselben eine zulängliche Uebersicht der in Frage kommenden Verhältnisse geben könnte. Nur bei den Challengeriden und Conchariden bin ich schon bei der Sortierung des Materials auf eine Reihe von durchgehenden, in beiden Familien konvergent ausgebildeten Unterschieden zwischen Oberflächen- und Tiefenformen gestoßen, insbesondere konnte ich auch hier zeigen, daß die planktonischen Formen im allgemeinen eine Vermehrung der stachelartigen Schalenanhänge aufweisen und damit also dem Bedürfnis einer Oberflächenvergrößerung entgegenkommen. Ich darf in dieser Hinsicht auf die in meiner früheren Mitteilung <sup>3)</sup> gegebenen Ausführungen und Abbildungen hinweisen.

1) Vgl. H. POTONIÉ, Die von den fossilen Pflanzen gebotenen Daten für die Annahme einer allmählichen Entwicklung vom Einfacheren zum Verwickelteren. Naturw. Woch., N. F. Bd. I, 1901—1902, p. 4.

2) F. IMMERMANN, Die Tripyleenausbeute der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Pl.-Exp., Bd. III, L. h., Kiel und Leipzig, 1904.

3) l. c. p. 133 ff.

Ebendasselbst<sup>1)</sup> wurde angedeutet, daß auch in den Familien der Circoporiden und Medusettiden gewisse Unterschiede zwischen den Oberflächen- und Tiefenformen nachzuweisen sind, und daß dieselben im wesentlichen den Gegensätzen entsprechen, welche innerhalb der Familien der Challengeriden und Conchariden bestehen. Von größerem Interesse als diese mehr skizzenhaft dargestellten Verhältnisse ist aber der Umstand, daß bei einzelnen großen Medusettiden und vor allem bei den prachtvollen Tiefenformen der Tuscaroriden die mächtigen, als „Füße“ bezeichneten Hohlstacheln in den Dienst einer neuen Funktion treten. Sie sind nämlich nicht, wie z. B. die Radialstacheln der Aulosphäriden, dazu bestimmt, auf ihren Spitzen die extrakalymmale Sarkodehaut baldachinartig zu tragen und so den Abstand zwischen Haut und Schale aufrecht zu erhalten, vielmehr bilden sie, wie die Spangen eines Regenschirms, ein Gerüst, innerhalb dessen eine verhältnismäßig widerstandsfähige Membran kelchartig ausgespannt ist. Zweifellos haben wir es hier mit einem hochdifferenzierten Schwebeapparat zu tun, welcher in funktioneller Hinsicht mit den bekannten fallschirm- und spannhautartigen Bildungen anderer Tiefseeorganismen zu vergleichen ist<sup>2)</sup>.

Es bleiben noch die Castanelliden, Cölodendriden und Cölographiden zur Besprechung übrig. Ohne auf die Unterschiede zwischen Oberflächen- und Tiefenformen, bezw. zwischen Warm- und Kaltwasserformen einzugehen, will ich hier nur hervorheben, daß auch bei den Angehörigen dieser Familien die Stacheln ganz allgemein die Funktion haben, mit ihren Enden die extrakalymmale Sarkodehaut zu stützen und ausgespannt zu halten. Die Skelettteile, insbesondere auch die Appendikularorgane ragen also nicht über den Weichkörper hinaus, wie dies auf den meisten früheren Abbildungen zur Darstellung kommt<sup>3)</sup>, sondern sie sind durchweg in demselben eingeschlossen, wie dies schon BÜTSCHLI für *Coelothamnus Davidoffi* gezeigt hat<sup>4)</sup>. Insbesondere stellen auch die Ankerfädchen der Cölographiden keine Fangapparate in dem bisher angenommenen Sinne dar, sondern dürften, wie diejenigen von *Cannosphaera*, teils als Stützen der Außenhaut, teils als innere Verstärkungselemente zu betrachten sein.

1) l. c. p. 138.

2) Vgl. l. c. p. 151 f.

3) Vgl. die Abbildung von *Coelospathis ancorata* in LANGS Protozoen, p. 51.

4) S. oben, p. 590.

Es soll noch einmal hervorgehoben werden, daß bezüglich sämtlicher in diesem Abschnitt angeführten Tripyleenfamilien die gemachten Angaben nur vorläufige sind, und daß sie vermutlich bei weiterem Eindringen in die einzelnen Gruppen noch manche Ergänzung erfahren werden. So viel glaube ich aber jetzt schon für die Gesamtheit der Tripyleen aussprechen zu dürfen, daß bei der Ausbildung der feineren Strukturen des Skelettes überall die nämlichen Bauprinzipien maßgebend sind, und daß auch die Hauptfunktion des Skelettes bei allen Formen im wesentlichen übereinstimmt.

Es liegt daher nahe, auch in den übrigen Ordnungen der Tripyleen Umschau zu halten und von hier aus zu anderen skelettbildenden Formen überzugehen. Ich will mich indessen zunächst darauf beschränken, noch eine Gruppe von Organismen hervorzuheben, deren wunderbar gestalteten Kieselskelette von jeher das ästhetische Interesse der Beobachter auf sich gelenkt und wohl auch die Frage nach der Bedeutung der Einzelstrukturen immer wieder nahegelegt haben. Ich meine die Hexactinelliden.

Wer an der Hand der Erfahrungen, welche nunmehr an den Skeletten der Tripyleen gemacht werden konnten, einen Streifzug in das Gebiet der Hexactinelliden unternimmt und die Darstellungen in den neueren Arbeiten F. E. SCHULZES<sup>1)</sup> durchmustert, der wird in der Lage sein, an allen Ecken und Enden alte Bekannte wiederzufinden. Schon der Grundplan des Gesamtgerüstes zeigt, wenn man die Hexactinelliden mit den Tripyleen vergleicht, sehr viel Berührungspunkte. Wir haben bei *Cannosphaera* gesehen, daß sich das Skelett als Ganzes als ein Fachwerk darstellt, bei welchem die äußere Gurtung durch die Gitterschale, die innere Gurtung durch das Innengehäuse und die Füllung durch die Radialbalken gebildet werden (Fig. 18). Ferner sind bei *Cannosphaera* die Radialstacheln als Druckfänger oder Druckvermittler, die inneren Ankerfädchen als intermediäre Stützelemente anzusehen.

Zu einem Fachwerk ganz ähnlicher Art sind auch die Skeletteile der Hexactinelliden zusammengefügt, nur daß hier zu den

---

1) Vgl. insbesondere F. E. SCHULZE, Die Hexactinelliden des Indischen Ozeans. I. Teil: Die Hyalonematiden, Berlin 1894. II. Teil: Die Hexasterophora, Berlin 1895. III. Teil: Berlin 1900. Derselbe, Die Hexactinelliden, in: Fauna arctica, Bd. I, Lief. 1, Jena 1900. Derselbe, *Caulophacus arcticus* (ARMAUER HANSEN) und *Calycosoma gracile* F. E. SCHULZE nov. spec. Abh. K. Preuß. Akad. Wiss., Berlin 1903.



beiden Hauptgurtungen, welche durch die Systeme der Autodermalia und Autogastralia gebildet werden, unter Umständen noch eine oder mehrere Zwischengurtungen in Gestalt der Parenchymalia hinzukommen können (Fig. 19), sowie auch bei Pflanzenteilen, z. B. bei den Schäften der Cyperaceen, die beiden als Hauptträger funktionierenden Bastrippen durch dazwischen gelagerte, im Querschnitt als „Bastsicheln“ erscheinende Stränge unterstützt werden können<sup>1)</sup>. Als Fachwerke mit nur zwei Hauptgurtungen könnten die Skelette der beiden von SCHULZE beschriebenen arktischen Hexactinelliden<sup>2)</sup> bezeichnet werden, Fachwerke mit einer oder mehreren Zwischengurtungen findet man dagegen in besonders schöner Ausbildung bei *Calycosoma gracile*<sup>3)</sup> und bei einzelnen Hyalonematiden<sup>4)</sup>.

Bei einem Vergleich speziell des Hyalonema-Skelettes mit der *Cannosphaera* kann man entweder die beiden Hauptgurtungen, also das Stratum der Autodermalia und das der Autogastralia, oder aber die äußere Hauptgurtung und die nächstfolgende (vielfach die einzige) Zwischengurtung zu den beiden Schalen von *Cannosphaera* in Beziehung bringen. Versuchen wir zunächst den Vergleich auf letztere Art durchzuführen.

In Fig. 19 ist die Anordnung der Skeletteile von *Hyalonema Heideri*, wie sie sich auf einem senkrecht geführten Schnitte durch die Kelchwand darstellt, wiedergegeben. Das Stratum der Autodermalia, auf dem Bild vertreten durch die tangentialen Strahlen der hypodermalen Pentaktine (*tp*), entspricht der äußeren Gitterschale von *Cannosphaera*, während die durch die Tangentialstrahlen der parenchymalen Oxyhexaktine (*to*) gebildete Lage mit dem inneren Gehäuse von *Cannosphaera* verglichen werden kann. Ferner entsprechen die Radialstrahlen der Pentaktine und Oxyhexaktine (*rp* und *ro*) den Radialbalken von *Cannosphaera*, die dermalen Pinule (*p*) stehen nach Anordnung und Struktur den Radialstacheln und die zahlreich vorhandenen Mikro-Oxyhexaktine (*mo*) den inneren Ankerchen gegenüber. Auch in funktioneller Hinsicht ergibt sich eine vollkommene Uebereinstimmung: insbesondere dürfen wohl die Pinule, welche, wie die Radialstacheln, je einen

1) Vgl. G. HABERLANDT, *Physiol. Pflanzenanatomie*, 3. Aufl., p. 159.

2) *Fauna arctica*, Bd. I, Taf. IV, Fig. 2 und 11.

3) *Caulophacus* etc., Taf. II, Fig. 3.

4) Hexactinelliden des Indischen Ozeans, Teil I, Taf. III, Fig. 5, 16, 26 u. a.

Hautkegel emporheben<sup>1)</sup>, als Apparate zur Aufnahme und Verteilung äußerer Druckwirkungen, also als äußere Druckfänger oder Druckverteiler, und die Mikro-Oxyhexaktine, wie die inneren

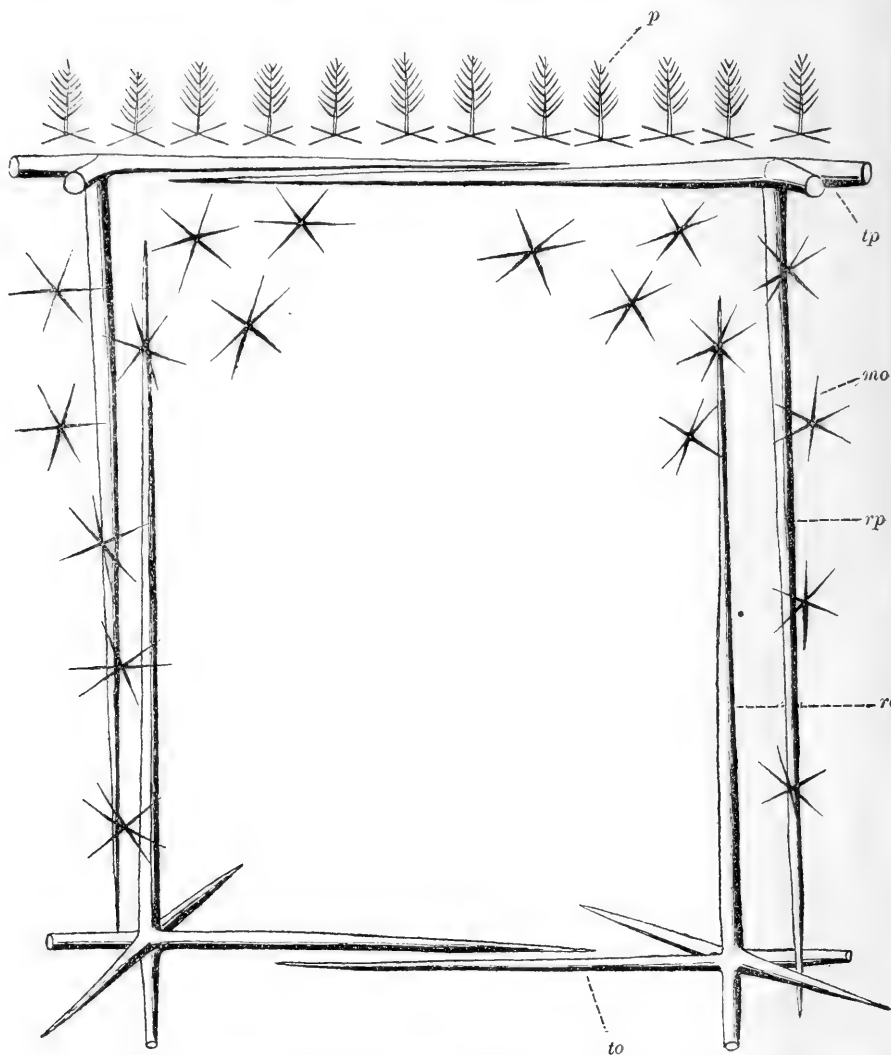


Fig. 19. Skelett von *Hyalonema Heideri*. *p* Pinule, *tp* und *rp* Tangential- und Radialstrahlen der hypodermalen Pentaktine (Außengürtung), *to* und *ro* Tangential- und Radialstrahlen der parenchymalen Oxyhexaktine (Zwischengürtung), *mo* parenchymale Mikro-Oxyhexaktine. Nach F. E. SCHULZE.

1) Vgl. Hexactinelliden des Indischen Ozeans, Teil II, p. 5, unten.

Ankerchen, als intermediäre Stützelemente, als innere Druckfänger oder Druckverteiler bezeichnet werden.

Ein Unterschied besteht freilich zwischen den beiden Gerüstformen. Bei den Hexactinelliden sind die einzelnen Skelettelemente nicht fest verbunden, während bei *Cannosphaera* sämtliche Teile teils direkt ineinander übergehen, teils durch Gelenke miteinander im Zusammenhang stehen, teils, wie die inneren Ankerchen, durch Kieselfäden an den Radialbalken befestigt sind. Es ist klar, daß diese Verschiedenheit ohne weiteres in der Beschaffenheit des Weichkörpers eine Erklärung findet: bei den Schwämmen ist der Weichkörper ein konsistentes, zelliges Gewebe mit eigenem innerem Zusammenhalt, bei *Cannosphaera* dagegen ein Komplex von Gallerte und zarten Plasmasträngen, welcher ohne ein in sich selbst zusammenhängendes Skelett keine genügende Kohäsion besitzen würde, um seine Eigenform zu bewahren.

Es wurde bei der bisherigen Betrachtung nur auf eine Tripyleenfamilie, auf die *Cannosphäriden*, Bezug genommen. Zieht man auch die *Aulosphäriden*, *Sagosphäriden* und *Aulacanthiden* zum Vergleich heran, so ergibt sich eine ganze Reihe von weiteren, die feineren Skelettstrukturen betreffenden Uebereinstimmungen.

In erster Linie findet man für die Pinule und überhaupt für die distalen, die Körperoberfläche überragenden Strahlen der hexactinen und pentactinen Hautskeletteile bald in den Bäumchen der *Aulosphaera dendrophora* HAECKEL<sup>1)</sup>, bald in den der ganzen Länge nach gleichmäßig bedornten Radialstacheln von *Aulastrum spinosum* (vgl. oben Fig. 17), bald in den keulenförmigen, „beschuppten“ und kanellierten Stacheln verschiedener *Aulacantha*-Arten<sup>2)</sup> das entsprechende Analogon.

Eine weitgehende Aehnlichkeit zeigt aber auch der Aufbau der intermediären Mikro-Oxyhexaktine und ihrer Derivate mit den Endbildungen der *Aulacanthiden*- und *Aulosphäriden*stacheln, und dieser morphologischen Aehnlichkeit dürfte auch eine solche in funktioneller Hinsicht entsprechen. Es wurde bereits oben die Annahme ausgesprochen, daß, ebenso wie die Pinule als äußere Druckfänger wirken, jene äußerst zierlichen intermediären Stützelemente der Hexactinelliden, analog den Ankerchen von

1) Vgl. HAECKEL, Rep., Taf. CIX, Fig. 1.

2) Man vergleiche die äußeren Radialstacheln der prinzipalen Hexaktine von *Euplectella aspera* (Hexactinelliden des Indischen Ozeans, Teil II, Taf. III, Fig. 4 und 5) mit den Radialstacheln von *Aulacantha cannulata* HAECKEL, Rep., Taf. CV, Fig. 16.

Cannosphaera, als innere Druckfänger oder Druckverteiler funktionieren. Man wird z. B. aus der morphologischen Beschaffenheit der Florikome von *Dictyaulus elegans* (vgl. Fig. 20)<sup>1)</sup> schließen dürfen, daß dieselben einen kugelförmigen, gegenüber der Umgebung in irgend welcher Hinsicht differenzierten Gewebskörper einschließen und mit ihren gezähnelten Endschirmen dessen membranartige Grenzschrift umfassen, so wie die Spathillen der Aulacanthiden in der extrakalymmalen Sarkodehaut festhaften. Trifft nun ein Druck von irgend einer Seite her dieses kugelige Gebilde, so wird das Florikom gemäß seiner besonderen

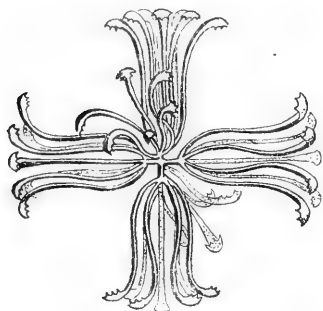


Fig. 20. Florikom von *Dictyaulus elegans*. Nach F. E. SCHULZE.

Struktur in zweierlei Weise wirksam sein: es wird erstens infolge der federnden Beschaffenheit seiner Arme den Druck abschwächen, und zweitens auf Grund seines sechsstrahligen Baues den Druck, soweit derselbe nicht schon durch die Federwirkung aufgehoben ist, verteilen. Trifft nämlich ein Druck das Gebilde genau in der Achsenrichtung eines Einzelbündels, so wird er auf dessen Antipoden übertragen und durch diesen verteilt werden. Setzt jedoch die Druck-

wirkung an einem anderen Punkte der Oberfläche ein, so wird sie in zwei oder drei Komponenten zerlegt und demgemäß durch die Antipoden eine noch ausgiebigere Verteilung erfahren.

Bei einzelnen Varianten wird entweder die federnde, druckschwächende oder die druckvermittelnde und -verteilende Wirkung der Skelettteile verstärkt. So finden wir z. B. bei den Discohexastern von *Saccocalyx pedunculata* (Fig. 21)<sup>2)</sup> durch spiralförmige Drehungen der Arme die erstere, bei den Diskohexastern von *Dictyaulus elegans* (Fig. 22)<sup>3)</sup> durch gleichmäßigere Verteilung der Endschirme die letztere Wirkung mehr berücksichtigt.

Wieder andere Konstruktionen finden sich bei *Holascus robustus*, bei welchem sich die Hauptarme der Oxyhexaster zum Teil<sup>4)</sup> nach

1) Nach Hexact. d. Ind. Oz., Teil II, Taf. IV, Fig. 3 und 6.

2) Ebenda, Teil II, Taf. V, Fig. 4, 9, 10.

3) Ebenda, Teil II, Taf. IV, Fig. 8, 10.

4) Ebenda, Taf. I, Fig. 4.

Art der Radialstacheln von *Aulosphaera triodon*, zum Teil<sup>1)</sup> wie die der kronentragenden *Auloscena*-Arten spalten.

Es wäre noch ein Wort über die vermutliche Bedeutung der Amphidiskten zu sagen. Hier reichen unsere histologischen Kenntnisse nicht zur Entscheidung der Frage aus, ob diese Gebilde einfach als Puffer aufzufassen sind, oder ob sie, was im Hinblick auf die Anordnung der Amphidiskten in den Gemmulis der Süßwasserschwämme wahrscheinlicher sein dürfte, dazu dienen, zwei membranartige Schichten irgend welcher Art gegeneinander abzustützen. Ebenso wenig sind wir im stande, zu sagen, welche spezielle Bedeutung die eigentümlichen asymmetrisch gebauten, auf eine drehende Wirkung eingerichteten Paradiskten mancher *Hyalonema*-Arten besitzen<sup>2)</sup>.

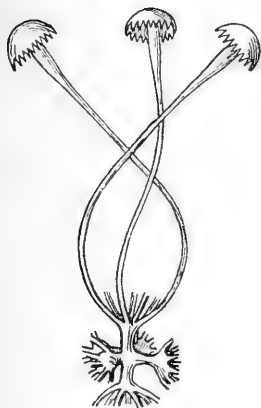


Fig. 21.

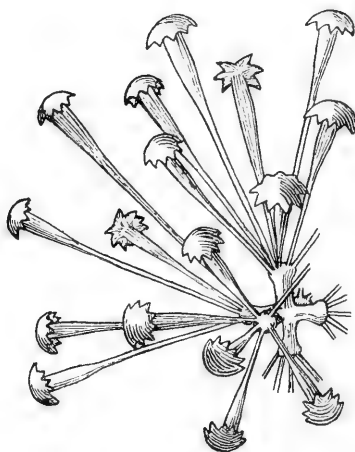


Fig. 22.

Fig. 21. Diskohexaster von *Saccocalyx pedunculata*. Nach F. E. SCHULZE.

Fig. 22. Diskohexaster von *Dictyaulus elegans*. Nach F. E. SCHULZE.

Im ganzen dürften aber doch die hier eingeführten Vorstellungen dazu dienlich sein, das biologische Verständnis der Skelettstrukturen der Kieselschwämme zu fördern. Es scheint mir auch, daß nur auf dem Umwege über die Radiolarien einige weitere Schritte in dieser Richtung gemacht werden konnten, und zwar aus dem Grunde, weil bekanntlich die Ermittlung des feineren geweblichen Aufbaues der Kieselschwämme und insbesondere der

1) Hexact. d. Ind. Oz., Teil II, Taf. I, Fig. 7.

2) Ebenda, Teil I, Taf. VII, Fig. 11, 12, 15, 16.

Beziehungen des Skelettes zu den übrigen Organisationsverhältnissen mit außerordentlichen Schwierigkeiten verknüpft ist <sup>1)</sup>. Auch bei den Tripyleen sind ja die Vorstellungen über die finale Bedeutung der Skelettstrukturen so lange ganz unsichere gewesen, bis sich an dem gut konservierten Tiefseematerial die tatsächlichen Beziehungen zwischen Skelett und Weichkörper nachweisen ließen. Erst durch eine nähere Kenntnis dieser Beziehungen, insbesondere durch die Auffindung der extrakalymmalen Sarkodehaut ist es möglich gewesen, in die toten Formen Leben einzugießen und an die morphologisch-phylogenetische Betrachtungsweise zunächst die teleologische anzureihen.

#### Anhang.

#### Die Phäosphären der „Valdivia“- und der „Gauß“-Ausbeute.

Die Sagosphäriden, Aulosphäriden und Cannosphäriden bilden im HAECKELschen System zusammen mit den Orosphäriden die zweite „Ordnung“ der Phäodarien oder Tripyleen. Das Skelett besteht bei diesen als Phäosphären bezeichneten Formen aus 1 oder 2 konzentrischen Gitterschalen, wozu als weiteres Merkmal hinzu kommt, daß ein besonderer Schalenmund wenigstens der äußeren Schale stets fehlt. Wie ich bereits früher <sup>2)</sup> erwähnt habe und wie ich demnächst ausführlicher zu begründen gedenke, sind die Orosphäriden aus dieser Gruppe und überhaupt aus dem Verbands der Tripyleen auszuschalten, so daß also nur die drei erstgenannten Familien in der Ordnung der Phäosphären übrig bleiben.

Hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der drei Familien und hinsichtlich ihrer Beziehungen einerseits zu den durch die Aulacanthiden repräsentierten Phäocystinen und andererseits zu den Phäogromien, insbesondere zu den Tuscaroriden, kann man verschiedener Meinung sein.

HAECKEL und BORGERT reihen den Aulacanthiden zunächst die Orosphäriden und diesen die Sagosphäriden an und lassen dann die Aulosphäriden und Cannosphäriden folgen. An diese

---

1) Zum Zweck einer Orientierung über unsere histologischen Kenntnisse sei nochmals auf F. E. SCHULZES Hexactinelliden der Fauna arctica verwiesen.

2) Verh. Zool. Ges., 1904, p. 123.

schließen sich ferner die Phäogromien an. Als maßgebend für eine solche Anordnung kann vor allem der verhältnismäßig einfache Bau herangezogen werden, welchen das Sagosphäridenskelett gegenüber dem Aulosphäridenskelett zeigt, und ferner eine gewisse Uebereinstimmung, welche einerseits die Aulosphäriden und Cannosphäriden, andererseits die beiden Phäogromienfamilien der Tuscaroriden und Circoporiden bezüglich der feineren Struktur der Radialstacheln aufweisen. In beiden Fällen handelt es sich nämlich um hohle Stacheln, in deren Achse ein Kieselfaden verläuft, welcher mit der Röhrenwandung, insbesondere mit den Basen der Seitenäste, durch feine Querbrücken verbunden ist.

Ich möchte es indessen vorziehen, die Aulosphäriden und Cannosphäriden den Sagosphäriden voranzustellen und so die letzteren in unmittelbare Nachbarschaft der Tuscaroriden zu bringen, welche in diesem Fall zusammen mit den Circoporiden an die Spitze der Phäogromien zu setzen wären. Allerdings ist ja das Sagosphäridenskelett von einfacherer Beschaffenheit als dasjenige der Aulosphäriden, aber es stimmt, wie ich bereits früher<sup>1)</sup> gezeigt habe, so vollkommen mit der gemeinsamen Außenschale der koloniebildenden *Tuscarusa Chuni* überein, daß gegenüber dieser engen Beziehung, die wohl schwerlich nur als Konvergenzerscheinung aufgefaßt werden darf, alle anderen systematischen Kriterien zurücktreten müssen. Was insbesondere die Beschaffenheit der Hohlstacheln einerseits der Aulosphäriden und Cannosphäriden, andererseits der Tuscaroriden und Circoporiden anbelangt, so ist bei aller Aehnlichkeit in der Struktur nicht zu vergessen, daß die Zahl und Anordnung dieser Stacheln, ihre Ausstattung mit Appendikularorganen und vor allem ihr Zusammenhang mit der Schale in den beiden Gruppen durchweg große Verschiedenheiten zeigt, daß also die strukturelle Aehnlichkeit der beiden Arten von Hohlstacheln in systematischer Hinsicht weniger ins Gewicht fällt als die fast vollkommene Uebereinstimmung zwischen der *Sagenoarium*- und *Tuscarusa*-Schale.

Wenn so tatsächlich die Sagosphäriden engere Beziehungen zu den Phäogromien zeigen als die Aulosphäriden, so darf andererseits auch hervorgehoben werden, daß die letzteren ihrerseits hinsichtlich der Beschaffenheit der Radialstacheln zahlreiche Anklänge an die Aulacanthiden aufweisen, wodurch ebenfalls eine Umstellung der von HAECKEL vorgeschlagenen Reihenfolge nahegelegt wird.

---

1) l. c. p. 153.

Es würde sich also für die ersten Abteilungen der Triplyleen folgende Anordnung begründen lassen:

- I. Unterordnung. **Phaeocystina.**
  - 1. Familie. Aulacanthidae.
- II. Unterordnung. **Phaeosphaeria.**
  - 2. Familie. Aulosphaeridae.
  - 3. Familie. Cannosphaeridae.
  - 4. Familie. Sagosphaeridae.
- III. Unterordnung. **Phaeogromia.**
  - 5. Familie. Tuscaroridae.
  - 6. Familie. Circoporidae.

— — — — —

Es soll hier noch hinzugefügt werden, daß, wie die Aulosphäriden und Sagosphäriden, so auch die dritte Familie der Phäosphärien, die Cannosphäriden, gewisse engere Beziehungen zu den Tuscaroriden zeigen, insofern bei ihnen die innere Gitterschale eine Hauptöffnung besitzt und das Lumen der Radialbalken direkt mit dem Lumen der inneren Schale kommuniziert, zwei Charaktere, welche auch bei den Tuscaroriden wiederkehren. Unter Berücksichtigung dieser Uebereinstimmung darf man vielleicht das Cannosphaeraskellett in eine gewisse Parallele zu der koloniebildenden Tuscarusa Chuni bringen: die innere Schale von Cannosphaera könnte danach mit dem Gehäuse der Einzeltiere von Tuscarusa, die äußere mit der gemeinsamen, sekundären Gitterschale der Tuscarusakolonie morphologisch verglichen werden.

Ehe wir die Verwandtschaftsverhältnisse der drei Phäosphärienfamilien verlassen, soll noch der zahlreichen Konvergenzbildungen besonders gedacht werden, welche die Aulosphäriden und Sagosphäriden, trotz der Verschiedenheit des Skelettmaterials, hinsichtlich der Größe, Form und feineren Struktur der Gitterschale zeigen.

Es ist zunächst zu sagen, daß in den beiden Familien die gleichen Größenschwankungen und Größenkategorien vorkommen. So zeigen die kleinsten Arten, die aus den beiden Familien bekannt sind, nämlich die planktonischen Warmwasserformen Auloscena pelagica (Fig. 6) und Sagoscena elegans (Fig. 10), den nämlichen Durchmesser von 1,2—1,5 mm und ihnen stehen als Riesenformen von 6,5—7 mm Länge die spindelförmigen Gitterschalen von Aulatractus fusiformis und Sagenoarium Chuni gegenüber.

Auch hinsichtlich der Form des Skelettes stoßen wir in den beiden Familien auf die nämlichen Verhältnisse, insbesondere kann



man häufig beobachten, daß die Aulosphäriden und Sagosphäriden einer und derselben Oertlichkeit gerade in Bezug auf die Form eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen. So besitzen die winzigen, zu den Gattungen *Aulosцена* und *Sagosцена* gehörigen Arten, welche die Oberflächenschichten warmer Meeresgebiete bewohnen, eine regelmäßige Kugelgestalt, in den Kaltwassergebieten treten besonders häufig birn- oder ballonförmige Formen auf, welche verschiedenen Arten einerseits von *Aulosphaera*, andererseits von *Sagenoarium* und *Sagenosцена* angehören, und endlich fand ich in mehreren, den wärmsten Meeresteilen entstammenden Vertikalnetzfangen (z. B. T.-St. 44, S. 30. IX. 03) nebeneinander die ungleichpoligen Spindelformen von *Aulatractus fusiformis* und *Sagenoarium Chuni* an, zweier Arten, welche, wie wir sahen, auch hinsichtlich der Größe aufs genaueste übereinstimmen.

In Bezug auf die feinere Struktur des Skelettes müssen wir unterscheiden zwischen den zeltförmigen Sockeln oder „Füßen“ der Radialstacheln und den eigentlichen Appendikularorganen der distalen Stachelabschnitte. Erstere treten in den Gattungen *Aulosцена* und *Sagenosцена* in Form von Analogiebildungen auf, und zwar wurde bereits oben zu zeigen versucht, daß die Verschiedenheit der von den beiden Gattungen eingeschlagenen Wege durch die Verschiedenheit des Baumaterials bedingt ist: bei *Aulosцена* handelt es sich um Erhebungen einzelner fünf-, sechs- oder siebenstrahliger Felder der Gitterschale, bei *Sagenosцена* dagegen um zeltförmige Aufsätze, deren Stäbe wahrscheinlich den morphologischen Wert von Radialstacheln haben. Die zwischen beiden Formengruppen bestehende Konvergenz wird dadurch noch eine bestimmtere, daß sowohl bei einzelnen *Aulosцена*-Arten, als auch bei zahlreichen Sagosphäriden (*Sagosцена*, *Sagenosцена*, *Sagenoarium*) die Spitzen einzelner, bezw. aller Zelte miteinander durch Tangentialbalken in Verbindung treten können.

Was schließlich die Appendikularorgane anbelangt, so dürfen wir wohl da, wo es sich um Uebereinstimmungen handelt, von eigentlichen Homologiebildungen reden. Vermutlich spielen bei der ontogenetischen Entstehung der etagenförmig übereinander gelagerten Quirle von *Aulosphaera verticillata* und *Sagosцена elegans*, der zweiteiligen Endpolster von *Aulatractus fusiformis* und *Sagenoarium Chuni* und ähnlicher Bildungen die nämlichen physikalischen und physiologischen Mittel des Geschehens eine Rolle, so wie auch die Funktion der betreffenden Gebilde bei den Angehörigen der beiden Familien die nämliche ist.

---

Die von HAECKEL aufgestellten Phäosphäriengattungen sind in der „Valdivia“- und „Gauß“-Ausbeute zu einem großen Teil durch zahlreiche Arten vertreten. Auch von der BORGEERTSchen Gattung Sagenoarium fanden sich nicht weniger als 5, darunter 4 neue, Arten vor.

Sehr auffallend ist der Umstand, daß weder BORGERT noch ich diejenigen Gattungen wiederfinden konnten, welche durch das Fehlen der Radialstacheln charakterisiert sind. Es sind dies die Gattungen Aularia mit 3, Aulonia mit 5, Aulodictyum mit 1, Sagena mit 4 und Sagmarium mit 3 Arten. Andererseits konnte ich selbst feststellen, daß neben den gewöhnlichen, mit Radialstacheln ausgestatteten Individuen von Cannosphaera antarctica vereinzelt Exemplare auftreten, welche, abgesehen von einer etwas beträchtlicheren Größe, durch das Fehlen der Radialstacheln ausgezeichnet sind. Die genauere Prüfung der Knotenpunkte der Gitterschale machte es unzweifelhaft, daß die Stacheln nicht etwa beim Fange ausgefallen sind, sondern daß die Skelette wirklich keine solchen besaßen. Man könnte bei diesen stachellosen Exemplaren vielleicht zunächst an besondere Entwicklungsstadien denken. Da ich jedoch bei einem Exemplar in einem Knotenpunkte einen offenbar rudimentären Stachel antraf, so halte ich es vorläufig für wahrscheinlicher, daß wir es mit stachellosen Individualvarianten zu tun haben. Es mag dahingestellt bleiben, inwieweit diese Auffassung auch für einige der von HAECKEL beschriebenen stachellosen Formen Gültigkeit hat.

In der folgenden Zusammenstellung der Phäosphärien, welche sich in der „Valdivia“-Ausbeute und in dem bisher (Dezember 1904) an mich gelangten „Gauß“-Material vorfanden, sind Artdiagnosen nur insoweit gegeben, als es sich um Abweichungen von der Terminologie der früheren Autoren oder um die Aufstellung neuer Arten handelt.

Folgende Abkürzungen haben allgemeine Gültigkeit:

Ch.-St. Station der „Challenger“-Expedition (mit Nummer).

T.-St. Station der deutschen Tiefsee-Expedition (mit Nummer).

S. Station der deutschen Südpol-Expedition (mit Datum).

V. Vertikalnetzfang.

Qu. quantitativer Fang.

Schl.N. Schließnetzfang.

Für die geographischen Bezeichnungen: „Atlantischer, Indischer, Pacifischer Ozean“ sind die von F. E. SCHULZE (Verh.

Zool. Ges., 1904, p. 157) vorgeschlagenen Ausdrücke: „Atlantik, Indik, Pacifik“ angewandt.

## II. Ordnung. **Phaeosphaeria.**

### 2. Familie. **Aulosphaeridae.**

#### **Aulosphaera triodon** HAECKEL.

*Aulosphaera diodon*, HAECKEL, Rep., p. 1623, + *Aul. triodon*, HAECKEL, Rep., p. 1623, Taf. CIX, Fig. 8.

1) Var. *typica*: Radialstacheln meistens mit 3, zum Teil mit 2 oder 4 Endzähnen.

2) Var. *diodon*: Radialstacheln meist mit 2, zum Teil mit 3 Endzähnen.

Bisherige Fundorte: Ch.-St. 332 (südl. Atlantik, var. *diodon*); Ch.-St. 231 (nordöstl. Pacifik, var. *typica*); T.-St. 239 (nordwestl. Indik, V., var. *diodon*); S. 18. II. 03 (Antarctis, V. 400, var. *diodon*); S. 10. III. 03 (Antarctis, V., var. *typica*).

Anscheinend kosmopolitische Form.

#### **Aulosphaera coronata** n. sp.

(Fig. 23.)

Radialstacheln glatt, in der Regel etwas kleiner als die Tangentialbalken, mit 4, seltener 5 geknöpften Endzähnen.

Gitterschale birnförmig, kleinmaschig, regelmäßig sechsstrahlig. Durchmesser 3—4 mm.

Fundorte: T.-St. 39 (Guineastrom, V.); T.-St. 268 (trop. Indik, V.).

#### **Aulosphaera filigera** n. sp.

(Fig. 24.)

Radialstacheln so lang wie die Tangentialbalken, unregelmäßig bedornt, am Ende mit 3 oder 4 geknöpften Terminalästen. An der Außenseite der Tangentialbalken erheben sich 3 (seltener 2 oder 4) geschlängelte, spathillentragende Fädchen in gleichmäßiger Verteilung.

Gitterschale elliptisch, regelmäßig sechsstrahlig. Länge 4 bis 4,5 mm, Breite 3,5—4 mm.

Fundorte: T.-St. 55 (Guineastrom, V.); S. 10. IX. 03 (bei Ascension, V.); S. 26. IX. 03 (Guineastrom, V.)

*Aulosphaera bisternaria* HAECKEL.

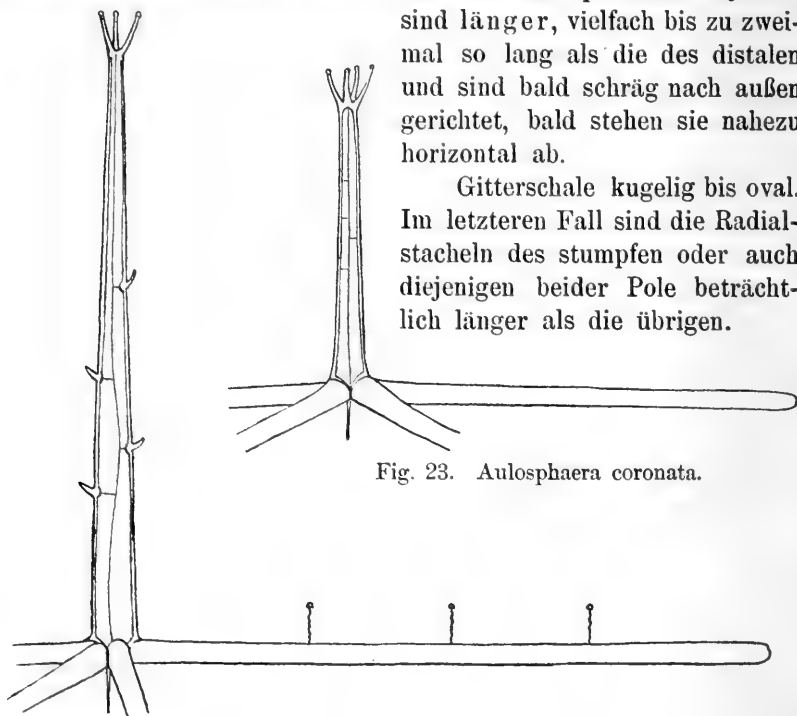
(p. 608, Fig. 11.)

*Aulosphaera bisternaria*, HAECKEL, Rep., p. 1624, Taf. CIX, Fig. 11—12;  
*Aulatractus septentrionalis*, BORG., Nord. Trip., p. 16, Fig. 15,  
 15a, 15b.

In der HAECKELschen Species *Aul. bisternaria* fasse ich alle diejenigen Formen zusammen, bei welchen die Radialstacheln in ihrem distalen Abschnitte durch zwei Quirle von knöpfchentragenden Aesten gestützt werden. Die Aeste des proximalen Quirles

sind länger, vielfach bis zu zweimal so lang als die des distalen und sind bald schräg nach außen gerichtet, bald stehen sie nahezu horizontal ab.

Gitterschale kugelig bis oval. Im letzteren Fall sind die Radialstacheln des stumpfen oder auch diejenigen beider Pole beträchtlich länger als die übrigen.

Fig. 23. *Aulosphaera coronata*.Fig. 24. *Aulosphaera filigera*.

Größter Durchmesser der Gitterschale 2,5—5,5 mm.

Ueber die Subspecies des Meerwassers und Kaltwassers siehe oben p. 606 ff.

Zahlreiche Fundorte in nahezu allen Meeresgebieten. Im ganzen kosmopolitische, vorzugsweise wohl in den Oberflächenschichten lebende Art.

Der *bisternaria*-Gruppe schließen sich eng folgende drei, bis auf weiteres als gesonderte Species zu betrachtende Formen an :

*Aulosphaera robusta* n. sp.

(p. 610, Fig. 12.)

Von der gewöhnlichen Warmwasserform von *Aulosphaera histernaria* unterschieden durch die außerordentlichen Größenunterschiede der Radialstacheln an den beiden Polen der eiförmigen Schale, sowie durch die pfostige, ungemein dickwandige Beschaffenheit der Stacheln des stumpfen Poles.

Länge der Schale 3,5 mm, Breite 3 mm.

Fundorte: T.-St. 86 (Außenrand des Benguelastroms, V.); S. 10. III. 03 (Antarktis, V.).

Wahrscheinlich Tiefenform.

*Aulosphaera spathillata* HAECKEL.

*Aulosphaera spathillata*, HAECKEL, Rep., p. 1624, Taf. CIX, Fig. 7, 7a.

Fundorte: Ch.-St. 298 (südl. Pacifik); T.-St. 237 (trop. Indik, V.).

*Aulosphaera trispathis* n. sp.

(Fig. 25.)

Radialstacheln ungefähr so lang wie die Tangentialbalken, mit 3 Quirlen von 4—6 speichenartig abstehenden, spathillenträgenden Aesten, sowie mit mehreren proximalen, zum Teil paarweise gruppierten Aesten.

Gitterschale kugelig, kleinmaschig, regelmäßig sechsstrahlig. Länge 3,5 mm, Breite 3 mm.

Der *Aulosphaera histernaria* sehr nahestehend, jedoch durch die ziemlich konstante Dreizahl der Quirle von ihr unterschieden und in dieser Richtung an die pacifische *Aulosphaera dendrophora* HAECKEL erinnernd. Von letzterer durch die geringere Zahl und die speichenartige Anordnung der Aeste der distalen Quirle und das Vorhandensein von proximalen, zerstreut stehenden Aesten unterschieden.

Fundorte: T.-St. (Guineastrom, Qu. 200); T.-St. 64 (Golf von Guinea, V.); T.-St. 218 (Indik, V.).

Anscheinend planktonische Warmwasserform.

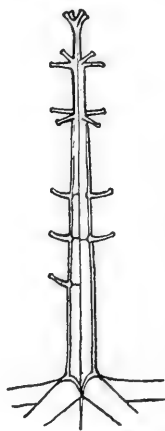


Fig. 25. *Aulosphaera trispathis*.

*Aulosphaera labradoriensis* BORGERT.

*Aulosphaera labradoriensis*, BORGERT, Nord. Trip., p. 16, Fig. 15, 15a, 15b.

Weit verbreitete Form: Atlantik, Indik, Antarktis, nach BORGERT auch in der Irmingersee, im Westgrönland- und Labradorstrom.

*Aulosphaera elegantissima* HAECKEL.

*Aulosphaera elegantissima*, HAECKEL, Mon., 1862, p. 359, Taf. X, Fig. 5; Taf. XI, Fig. 5, 6; Rep., p. 1624.

Fundorte: Messina (Oberfläche, HAECKEL); S. 18. II. 03, 10. III. 03, 27. III. 03 (Antarktis, V. 400).

*Aulosphaera verticillata* HAECKEL.

*Aulosphaera verticillata*, HAECKEL, Rep., p. 1624.

Fundorte: Ch.-St. 300 (südl. Pacifik, Oberfläche); T.-St. 41 Guineastrom, Qu. 200). Eine etwas größere und derbere Form mit einer geringeren Zahl von Astquirlen wurde mehrfach in der Antarktis erbeutet: T.-St. 143 (Schl.N. 300/200); S. 23. II. 03 (V. 400).

*Aulatractus fusiformis* HAECKEL.

*Aulatractus fusiformis*, HAECKEL, Rep., p. 1632, Taf. CXI, Fig. 6, 6a, 6b; BORGERT, Nord. Trip., p. 22, Fig. 21a, 21b.

Fundorte: Ch.-St. 348, 349 (trop. Atlantik); Irmingersee, Labradorstrom („häufig“, BORGERT); T.-St. 14 (Golfstrom, V.), 39, 41, 43, 44, 55 (Guineastrom, V., zahlreich), 175 (ind. Südäquatorialstrom, V.), 215, 218, 237, 239, 240 (trop. Indik, V.); S. 30. IX. 03 (Guineastrom, V., besonders zahlreich).

Im allgemeinen wohl Warmwasserform mit Ausläufern in den nordatlantischen Mischgebieten. ? Tiefenbewohner.

*Aulastrum monoceros* HAECKEL.

*Aulastrum monoceros*, HAECKEL, Rep., p. 1653.

Alle mir vorliegenden Exemplare tragen an den Radialstacheln bedornte Endknöpfe.

Fundorte: Ch.-St. 347, 348 (trop. Atl.); T.-St. 43, 55 (Guineastrom, V.), 237 (trop. Indik, V.); S. 26. IX. 03 (Guineastrom, V.).

Offenbar Warmwasserform und wahrscheinlich Tiefenbewohner.

*Aulastrum mirabile* BORGERT.

*Aulastrum mirabile*, BORGERT, Nord. Trip., p. 24, Fig. 24.

Fundorte: Irmingersee (BORGERT); T.-St. 44, 218, 239, 268 (trop. Atlantik und Indik, V.).

Anscheinend ähnliche Verbreitung wie bei *Aulatractus fusiformis*.

*Aulastrum spinosum* BORGERT.

(Fig. 17.)

*Aulastrum spinosum*, BORGERT, Nord. Trip., p. 24, Fig. 23; ? *Aul. trichoceros*, HAECKEL, Rep., p. 1636.

Fundorte: ? Ch.-St. 289 (südl. Pacifik); Labradorstrom (zahlreich, BORGERT); S. 20.—21. IX. 02, 18. I. 03, 19. I. 03, 20. I. 03, 24. II. 03, 10. III. 03, 23. III. 03, 27. III. 03 (Antarktis, sehr zahlreich, V.).

Ausgesprochen bipolare Form. Findet sich in der Antarktis noch oberhalb des 100 m-Horizontes.

*Aulosцена pyramidalis* HAECKEL.

*Aulosцена pyramidalis*, HAECKEL, Rep., p. 1628.

Fundorte: Ch.-St. 347—349 (trop. Atl.); S. 10. III. 03 (Antarktis, V.).

*Aulosцена robustissima* HAECKEL.

(p. 611, Fig. 13.)

Radialstacheln außerordentlich stämmig und dickwandig, nahezu cylindrisch, mit 3—8 zinkenförmigen Terminalästen und unregelmäßig zerstreuten Seitendornen.

Gitterschale ziemlich regelmäßig sechsstrahlig. Durchmesser 4 mm.

Fundort: S. 3. IX. 03 (Südäquatorialstrom, V.).

Wahrscheinlich Tiefenbewohner.

*Aulosцена atlantica* n. sp.

(p. 611, Fig. 14.)

Von der folgenden Form unterschieden dadurch, daß die Radialstacheln nicht einfach cylindrisch oder konisch sind, daß vielmehr ihr distaler Abschnitt blasig aufgetrieben und mit stark verdickter Wandung versehen ist. Ferner fehlen die subcoronalen Seitenäste, während der proximale Teil der Radialstacheln mit einigen wenigen Seitendornen besetzt ist. Zahl der Terminaläste 12—15.

Fundort: T.-St. 14 (Golfstrom, V., Reste).

*Aulosцена verticillus* HAECKEL.

(p. 595, Fig. 4.)

*Aulosцена verticillus*, HAECKEL, Rep., p. 1629, Taf. CX, Fig. 10,  
 + *Aul. penicillus*, HAECKEL, Rep., p. 1620, Taf. CX, Fig. 3;  
*Aulosцена verticillus*, BORGERT, Nord. Trip., p. 19, Fig. 18.

Unter der Speciesbezeichnung: *Aul. verticillus* wird man wohl alle diejenigen Formen zusammenfassen dürfen, deren Radialstacheln am Ende einen Kranz (Corona) von zugespitzten, mehr oder weniger nach außen gebogenen und unter demselben in der Regel eine Anzahl dicht gedrängter, dornen- oder hakenartiger Seitenäste (subcoronale Seitenäste) tragen, im übrigen aber nur mit einzelnen, unregelmäßig ausgestatteten Seitendornen versehen sind. Beim Uebergang von den wärmeren Meeren zur Antarktis ist eine ganz allmähliche Vermehrung der Zahl der Terminal- und subcoronalen Seitenäste zu verfolgen.

Unterarten:

α) *Aul. verticillus typica* (Rep., Taf. CX, Fig. 10). Subcoronale Seitenäste senkrecht abstehend, in 2—3 unregelmäßigen Quirlen angeordnet. Zahl der Terminaläste 12—18. Durchmesser 3,2 mm.

Fundort: Ch.-St. 318 (südl. Atlantik).

β) *Aul. verticillus penicillus* (Rep., Taf. CX, Fig. 3). Subcoronale Seitenäste senkrecht abstehend, dicht gedrängt, ohne quirlförmige Anordnung. Zahl der Terminaläste 20—30 oder mehr. Durchmesser 2—2,5 mm.

Fundort: Ch.-St. 156, 157 (Antarktis, Oberfläche).

γ) *Aul. verticillus hamata* (Nord. Trip., Fig. 18; s. oben Fig. 4). Subcoronale Seitenäste in geringerer Zahl (6—8), vielfach hakenartig abwärts gekrümmt, zwischen ihnen häufig unregelmäßige, aufwärts gekrümmte Dornen. Zahl der Terminaläste 12—25. Durchmesser 1,85 (BORGERT) bis 3,75 mm.

Fundorte: Irmingersee, Labradorstrom (BORGERT); T.-St. 149; S. 12. I. 03, 18. II. 03, 23. II. 03, 10. III. 03 (Antarktis, Oberfläche).

δ) *Aul. verticillus* var. δ. Subcoronale Seitenäste in geringer Zahl (3—8), von verschiedener Beschaffenheit. Unterhalb derselben sind die Radialstacheln glatt. Zahl der Terminaläste 12—16, seltener 18—22. Durchmesser 2,5 mm.

Fundorte: T.-St. 55 (Guineastrom, V.); T.-St. 149 (Antarktis, neben var. γ, V.), 190, 231 (trop. Indik, V.).

ε) *Aul. verticillus* var. ε. Eine dem ganzen Habitus nach hierher gehörige Form mit nur 6—8 Terminalästen, ohne sub-



coronale Seitenäste und mit wenigen Seitendornen. Durchmesser 3,5 mm. Von *Aulosцена atlantica* durch die gleichmäßige Verjüngung und Dünnwandigkeit der Radialstacheln unterschieden.

Fundorte: T.-St. 215 (trop. Indik, V.); S. 26. IX. 03 (Guineastrom, V.).

Gesamtverbreitung: Oberflächenschichten der kalten und Tiefenschichten der warmen Meere.

*Aulosцена pelagica* n. sp.

(p. 597, Fig. 6.)

Eine der *Aulosphaera verticillata* HAECKEL ähnliche Form, jedoch von ihr dadurch scharf unterschieden, daß nur etwa die Hälfte der Knotenpunkte Radialstacheln trägt, und daß sich die stacheltragenden Polygone zu pyramidenförmigen oder, falls 2 Stacheln unmittelbar benachbart sind, zu dachförmigen Zelten erheben.

Radialstacheln unregelmäßig bedornt, in der distalen Hälfte mit 4—5, aus 3 leicht gebogenen, geknüpften Aesten bestehenden Quirlen.

Gitterschale im ganzen regelmäßig sechsstrahlig. Durchmesser 1,2—1,4 mm.

Fundorte: T.-St. 220, 221, 226, 227, 231, 237, 239, 240, 269 (trop. Indik, ausschließlich Planktonfänge aus 20—200 m Tiefe).

Planktonische Warmwasserform.

3. Familie: **Cannosphaeridae.**

*Cannosphaera antarctica* HAECKEL.

(Fig. 18.)

*Cannosphaera antarctica*, HAECKEL, Rep., p. 1640, Taf. CXII, Fig. 1—3; VANHOEFFEN, 1892; ? JÖRGENSEN, 1900; BORGERT, Nord. Trip., p. 26, Fig. 26, 26a.

Fundorte: Ch.-St. 154—157 (Antarktis); ? norwegische Westküste (JÖRGENSEN); Irmingersee und Labradorstrom (BORGERT); Westküste Grönlands (Karajakfjord, VANHÖFFEN); T.-St. 135, 143, 149 (Antarktis, V. und Schl.N. 300—200); S. 20.—21. IX. 02, 12. I. 03, 18. I. 03, 19. I. 03, 20. I. 03, 23. II. 03, 4. III. 03, 17. III. 03, 23. III. 03 (Antarktis, sehr zahlreich in den oberen Wasserschichten, bis oberhalb des 50 m-Horizontes).

Neben den gewöhnlichen, nur 1,2—1,3 mm messenden stacheltragenden Exemplaren fanden sich an einzelnen Fund-

orten (S. 18. II. 03, 23. II. 03) größere, einen Durchmesser von 2—2,2 mm erreichende Exemplare ohne Radialstacheln. Wahrscheinlich handelt es sich um eine individuelle Variation (*C. antarctica inermis*).

*Cannosphaera geometrica* BORGERT.

*Cannosphaera geometrica*, BORGERT, Vorbericht, 1892, p. 182, Taf. VI, Fig. 6; Nord. Trip., p. 25, Fig. 25.

Fundorte: Irmingersee (BORGERT); T.-St. 190 (Binnenmeer von West-Sumatra, V., Reste).

4. Familie. **Sagosphaeridae.**

*Sagoscena castra* HAECKEL.

(Fig. 26, d.)

*Sagoscena castra*, HAECKEL, Rep., p. 1608, Taf. CVIII, Fig. 1; BORGERT, Nord. Trip., p. 11, Fig. 9, 9a, 9b.

Gipfelstacheln bilden stabförmige Fortsetzungen der Zeltstäbe und tragen am Ende einen kleinen höckerigen Knopf. Bei dem mir vorliegenden Exemplar zeigen einzelne Gipfelstacheln eine Gabelung in 2 oder 3 kleinen Zinken, was an *S. tentorium* erinnert.

Fundorte: Ch.-St. 295, 296 (südöstl. Pacifik, Oberfl.); Irmingersee, Labradorstrom (BORGERT); S. 27. III. 03 (Antarktis, V.).

*Sagoscena digitata* n. sp.

(Fig. 26, f.)

Von *S. castra* durch die korb förmige Anordnung der derben Gipfelstacheln, welche nicht die Verlängerung der Zeltstäbe bilden, und das Fehlen eines bedornten Endknopfes unterschieden.

Fundort: T.-St. 237 (trop. Indik, V.).

*Sagoscena tentorium* HAECKEL.

(Fig. 26, e.)

*Sagoscena tentorium*, HAECKEL, Rep., p. 1608, Taf. CVIII, Fig. 6; *Sagoscena militaris*, BORGERT, Nord. Trip., p. 12, Fig. 10, 10a, 10b.

Gipfelstacheln gabeln sich in 2—4 Terminaläste, welche einen winzigen bedornten Knopf tragen, zuweilen auch ihrerseits wieder gegabelt sind.

Fundorte: Ch.-St. 291 (südl. Pacifik, Oberfl.); Irmingersee, Labradorstrom (BORGERT); T.-St. 190, 215, 218, 237, 239 (trop. Indik, Qu. 200 und V.).

*Sagoscena floribunda* n. sp.

(Fig. 26, c.)

Gipfelstacheln mit regelmäßig 3 Terminalästen, welche 2 bedornte Endpolster tragen.

Fundort: T.-St. 149 (Antarktis, V.).

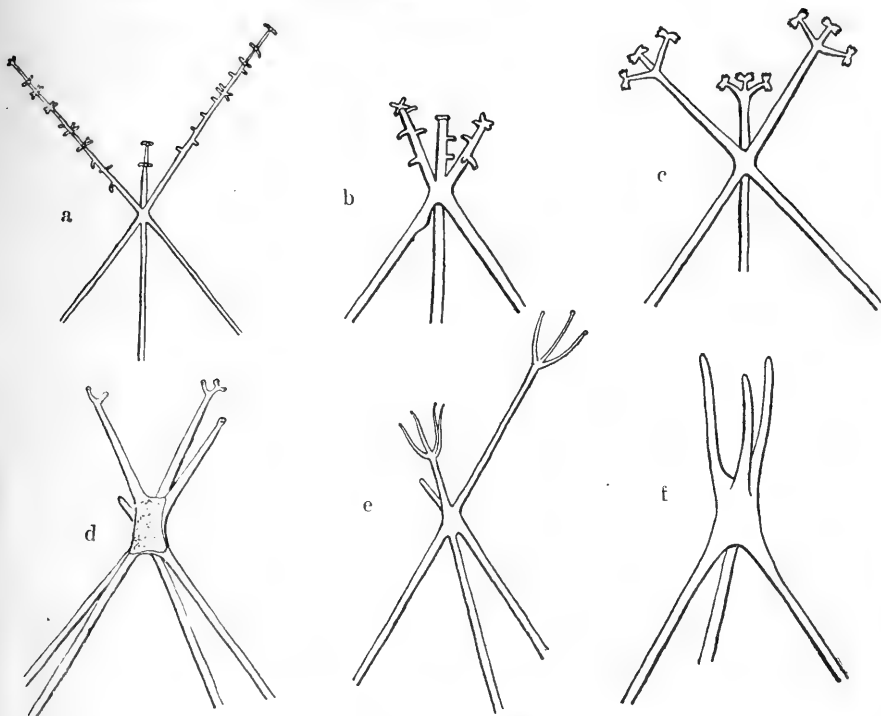


Fig. 26. Apikalstacheln von mehreren *Sagoscena*-Arten in Seitenansicht. a *S. elegans*, b *S. praetorium*, c *S. floribunda*, d *S. castra*, e *S. tentorium*, f *S. digitata*.

*Sagoscena praetorium* HAECKEL.

(Fig. 26, b.)

*Sagoscena praetorium*, HAECKEL, Rep., p. 1609, Taf. CVIII, Fig. 7.

Gipfelstacheln mit einzelnen unregelmäßigen Quirlen von Seiten- und Endästen. Von *S. elegans* BORGERT durch die größere Dicke der Balken und demgemäß durch die gedrungene, knorrige Beschaffenheit der Gipfelstacheln unterschieden (Balkendicke bei *Sag. praetorium* nach HAECKEL 0,006, bei *Sag. elegans* nach BORGERT 0,0028—0,0035 mm).

Fundorte: Ch.-St. 271—274 (zentraler Pazifik, Oberfläche); S. 20.—21. IX. 02, 18.—20. I. 03 (Antarktis, Planktonfänge 100 bis 350 m).

*Sagoscena elegans* BORGERT.

(Fig. 10 und 26, a.)

*Sagoscena elegans*, BORGERT, Nord. Trip., p. 12, Fig. 11; Trip. Schließnetz, p. 735.

Gipfelstacheln tragen am distalen Ende einen Quirl von 3—5 kurzen Terminalästen, außer diesen eine wechselnde Zahl von Seitenästen, die teils zu regulären 3- bis 4-strahligen Quirlen zusammengruppiert sind, teils unregelmäßig zerstreut stehen.

Bei den mir vorliegenden Exemplaren sind häufig die Spitzen einzelner benachbarter Pyramiden durch unregelmäßig bedornete Tangentialbalken verbunden (Uebergang zu *Sagenoarium*).

Fundorte: Irmingersee, Labradorstrom (BORGERT); Südäquatorialstrom (BORGERT, Schl.N. 700—500 m); T.-St. 41, 43, 55 (Guineastrom, Qu. 200), 227, 231 (trop. Indik, Qu. 50, 100 und 200).

*Sagenoarium Chuni* BORGERT.

*Sagenoarium Chuni*, BORGERT, Z. w. Z., Bd. 51, 1891, p. 672; derselbe, Nord. Trip., p. 14, Fig. 14, 14a.

Zahlreiche der mir vorliegenden Exemplare sind durch bedeutende Größe (4—6,8 mm) und durch die Mannigfaltigkeit der Schalenform (breit-ovale, Birnen-, Spindel- und Herzformen) von den BORGERTSchen unterschieden.

Fundorte: Irmingersee, Labradorstrom, Atlantik Lat. N. 41° 2', Long. W. 11° 30' (BORGERT); T.-St. 43, 44, 54 (Guineastrom, Qu. 200), 91 (Benguelastrom), 239 (trop. Indik); S. 30. IX. 03 (Guineastrom).

Verbreitung: Im ganzen planktonische Warmwasserform. Eine kleinere Varietät (nach BORGERT 3,0—5,2 mm lang, 2,7—3,4 mm breit) auch in den Mischgebieten des nördlichen Atlantiks. Verbreitung also ähnlich derjenigen von *Aulatractus fusiformis* und *Sagoscena elegans*.

*Sagenoarium antarcticum* n. sp.

(Fig. 27, d.)

Von *Sagenoarium Chuni* durch die zarte Beschaffenheit des Gitterwerks, sowie durch die längeren, zarteren Gipfelstacheln und deren Bewehrung unterschieden. Dieselben tragen am Ende einen Quirl von 3 kleinen, mit nierenförmigen Endpolstern versehenen Terminalästen und außerdem mehrere unregelmäßig verteilte, häufig paarig angeordnete Seitenäste.

Gitterschale eiförmig, 3,5 mm lang, 2,5 mm breit.

Fundorte: S. 18. I. 03 (Antarktis, 100 m), 10. III. 03 (Antarktis, V.).

*Sagenoarium verticillatum* n. sp.

(Fig. 27, b.)

Gipfelstacheln mit 2—4 regelmäßigen Quirlen von 4—5 speichenartig abstehenden, leicht abwärts gekrümmten Aesten.

Fundorte: T.-St. 46, 66 (Atlantik, V., Reste).

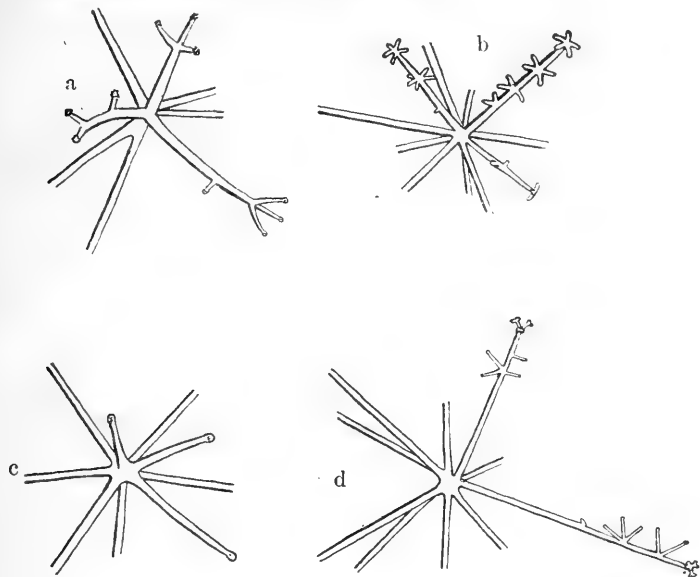


Fig. 27. Apikalstacheln und Zeltspitzen mehrerer *Sagenoarium*-arten in Flächenansicht. a *S. furcatum*, b *S. verticillatum*, c *S. dicranon*, d *S. antarcticum*.

*Sagenoarium furcatum* n. sp.

(Fig. 27, a.)

Gipfelstacheln mit wenigen (3—4), dornige Endknöpfchen tragenden Aesten. Meist sind 3 Aeste zu einer Endgabel vereinigt und ein 4. steht für sich allein weiter unten (vgl. Fig. 27a rechts unten).

Gitterschale nahezu kugelig, 4,5 mm lang.

Fundort: T.-St. 43 (Guineastrom, Qu. 200).

*Sagenoarium dicranon*<sup>1)</sup> n. sp.

(Fig. 27, c.)

Gipfelstacheln derb, unverästelt, am Ende mit einer schwachen bedornen Auftreibung versehen.

1) *δίκρανον*, Heugabel.

Gitterschale kugelig, oval oder breit-birnenförmig, 4—5,5 mm lang, 3—3,5 mm breit.

Fundorte: T.-St. 73 (Benguelastrom, V.), 215, 218, 232, 237, 268 (trop. Indik, häufig, V.); S. 30. IX. 03 (Guineastrom, V.).

*Sagenoscena irmingeriana* BORGERT.

(p. 603, Fig. 9.)

*Sagenoscena irmingeriana*, BORGERT, Nord. Trip., p. 13, Fig. 13, 13a.

Von der typischen *Sagenoscena irmingeriana* BORGERT unterscheiden sich die antarktischen Exemplare dadurch, daß häufig neben dem die Fortsetzung des Achsenstabes bildenden Hauptstachel 2 oder 3 seitliche Pyramidenstäbe sich als Nebenstacheln über die Spitze fortsetzen und zum Teil mit kleinen Nebenkronen enden; ferner dadurch, daß sehr häufig die Spitzen von je 2 Pyramiden durch einen bedornten Tangentialstab miteinander verbunden sind. Namentlich bei den birnenförmigen Exemplaren können sämtliche Pyramiden des spitzen Endes miteinander verbunden sein, so daß, ähnlich wie bei der Gattung *Sagenoarium*, eine zweite äußere Gitterschale gebildet wird.

Fundorte: Irmingersee (BORGERT); T.-St. 142, 149; S. 23. III. 03, 27. III. 03 (sämtlich in der Antarktis, V.).

*Sagenoscena tetracantha* n. sp.

(Fig. 28.)

Radialstacheln mit 3—6, häufig 4 leicht gebogenen, korbförmig angeordneten Terminalästen. Nebenstacheln meist nur durch höckerartige Auswüchse angedeutet, selten verkümmerte Nebenkronen tragend.

Maschenwerk der birnenförmigen Gitterschale regelmäßig sechsstrahlig. Länge 5,5 mm, Breite 4 mm.

Fundorte: T.-St. 190 (trop. Indik, V., 4—6 derbe Terminaläste); S. 18. II. 03 (Antarktis, V. 400, 3—4 dünne Terminaläste).

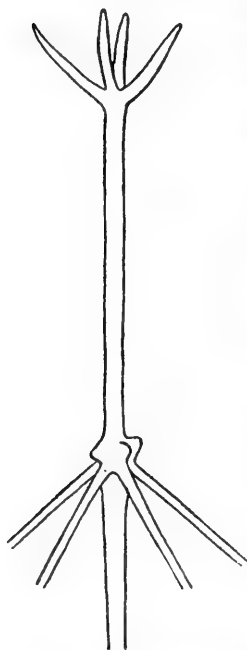


Fig. 28. *Sagenoscena tetracantha*.

# Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere.

## I. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben.

Von

Dr. med. et phil. **Ulrich Gerhardt,**

Assistenten am zoologischen Institut der Universität Breslau.

Mit 33 Figuren im Text.

---

Seit längerer Zeit war ich bemüht, gewisse Punkte im Geschlechtsleben der weiblichen Säugetiere einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Ich beabsichtigte, an der Hand anatomischen Materials und von Beobachtungen an lebenden Tieren über die verschiedenen Veränderungen Aufschluß zu gewinnen, die der Organismus des weiblichen Tieres während der Brunst- und Ovulationsperioden in morphologischer und biologischer Beziehung erleidet. Die Veränderungen am gesamten weiblichen Genitaltraktus, ihre gegenseitigen Beziehungen zueinander, sowie die verschiedenen Faktoren, die für die zeitliche Regulierung der scharf zu unterscheidenden Ovulations- und Brunsttermine in Betracht kommen, fielen in den Kreis dieser Untersuchungen.

So waren meine Studien ursprünglich biologischer Natur und sollten durch anatomische Untersuchungen nur eine festere Grundlage gewinnen. Doch ergaben sich im Laufe meiner Arbeit verschiedene Schwierigkeiten: vor allem war es sehr schwer, Geschlechtsorgane von brünstigen weiblichen Säugetieren zu erhalten. Am leichtesten zugänglich, aber daher auch bereits am erschöpfendsten beschrieben sind die Genitalien der bekannten Nager, die so häufig in Gefangenschaft gehalten werden, der Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten und Mäuse. Von Haustieren kommen, wenigstens im hiesigen Viehhof, nur sehr selten brünstige Tiere zum Schlachten, und in den zoologischen Gärten sterben naturgemäß nur selten weibliche Tiere während der Brunst, die ja zu ihrem Auftreten einen hohen Grad von Gesundheit des Tieres voraussetzt. So war es mir bis jetzt nicht möglich, die Anatomie der weiblichen Genitalien während der Brunst an einem aus-

reichenden Material zu untersuchen, um für die entsprechenden biologischen Beobachtungen eine genügende Stütze zu gewinnen.

Ein anderes Kapitel aus dem weiblichen Geschlechtsleben dagegen, das ich im Laufe meiner Untersuchungen mehrfach streifen mußte, die Ueberleitung des Eies in den Eileiter, erwies sich einer anatomischen Untersuchung als leichter zugänglich, und ich glaube mit der Bearbeitung des mir gebotenen Materials zu einem gewissen Abschluß gekommen zu sein.

Die Frage nach der Wanderung des Eies in die Tube ist ein interessantes und daher schon oft bearbeitetes Gebiet, aber nirgends finde ich in der Literatur eine Zusammenstellung aller darüber bekannten Daten vom zoologischen Standpunkt mit Berücksichtigung des Verhaltens im einzelnen.

So glaube ich berechtigt zu sein, meine Untersuchungen über diesen Gegenstand zu veröffentlichen. Herzlichen Dank sage ich meinem verehrten Chef, Herrn Professor KÜKENTHAL, für die Ueberlassung des wertvollen und reichhaltigen Materials des Breslauer Zoologischen Institutes. Ferner danke ich Herrn Tierarzt KOLBE für die Beschaffung frischer weiblicher Genitalien von Haustieren aus dem hiesigen städtischen Viehhof.

Der Gang meiner Untersuchungen wird der sein, daß ich erst die morphologischen Befunde schildere und dann die Ergebnisse nach der anatomischen und physiologischen Seite bespreche. Die Literatur werde ich immer im gegebenen Fall anführen, da so am besten die verschiedenen Meinungen zu ihrem Recht kommen dürften.

Für alle Figuren, die zur Erläuterung dieser Untersuchungen dienen, gelten folgende Bezeichnungen:

<i>bo</i> Bursa ovarica	<i>ls</i> Ligamentum suspensorium
<i>cl</i> Corpus luteum	ovarii
<i>eo</i> Epoophoron	<i>ms</i> Mesosalpinx
<i>f</i> Fimbrien	<i>ot</i> Ostium tubae
<i>fo</i> Fimbria ovarica	<i>ov</i> Ovarium
<i>foll</i> Eifollikel	<i>sp</i> Spalt der Bursa ovarii
<i>inf</i> Infundibulum tubae	<i>t</i> Tuba
<i>ll</i> Ligamentum latum	<i>ur</i> Ureter
<i>lo</i> „ ovarii	<i>ut</i> Uterus.



## I. Beschreibender Teil.

Während bei den Knochenfischen die aus dem Zellverband des Eierstockes losgelösten Eier direkt in dessen Ausführungsgang fallen, findet bei den Selachiern, Dipneusten, Amphibien, Sauropsiden und Säugern ein komplizierterer Vorgang statt. Das Ei muß hier von dem in die Bauchhöhle mündenden Eileiterende aufgenommen werden und somit das Cavum peritonei passieren. Um diese immerhin gefährdete Ueberleitung zu sichern, sind bei verschiedenen Wirbeltieren verschiedene Vorkehrungen getroffen. So fand THIRY (35) beim Frosch während der Brunstzeit Streifen von Flimmerepithel auf dem Peritoneum, die vom Eierstock zur Tubenmündung ziehen und aufgestreute Partikelchen, ebensogut wie unter natürlichen Bedingungen die Eier, prompt in die Ovidukte hineinwimperten. Bei den Amnioten sind solche Vorrichtungen nicht vorhanden, und es muß hier durch ein enges Anlegen des Tubentrichters an den Eierstock für den sicheren Verlauf des Ei-transportes gesorgt werden.

Wenn wir uns kurz die Topographie der Tuben und Ovarien beim Säugetier vergegenwärtigen, so gehen wir am besten von einfachen Verhältnissen aus, wie sie z. B. der Mensch darbietet (Fig. 1). Der Uterus liegt in einer Falte des die Bauchhöhle auskleidenden Peritoneums, dem Ligamentum latum, zwischen Harnblase und Mastdarm. Dieses Band bekleidet jederseits vom Uterus auch die Eileiter oder Tu-

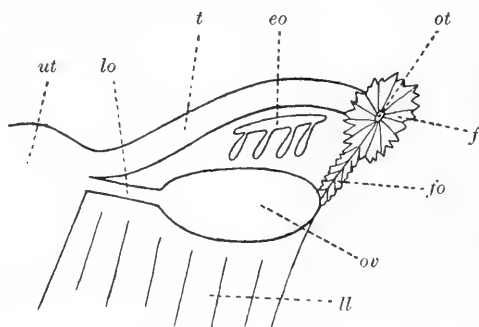


Fig. 1. Schema des Ovariums und der Tube der Primaten. Unter Benutzung einer Abbildung von GEGENBAUR.

ben, die lateral mit dem Ostium abdominale in die Bauchhöhle münden. Die Tubenmündung ist meist von Fransen, den Fimbrien, umstellt, von denen eine oder mehrere als Fimbria ovarica zum Eierstock ziehen können. Seitlich von den Tubenmündungen begibt sich das Ligamentum latum zur Beckenwand, an der hinteren Fläche dieses Bandes liegen, durch das Ligamentum ovarii mit dem Uterus verbunden, die Ovarien. Das Eierstocks-

band inseriert am medianen Pol des Ovariums, nahe dem lateralen kann ein zweites Band, das *Ligamentum suspensorium ovarii*, entspringen, das kopfwärts in die Nierengegend, manchmal sogar bis zum Zwerchfell zieht. Gleichfalls in unmittelbarer Nähe des lateralen Poles tritt die *Fimbria ovarica* an das Ovarium heran. In dem Teil des *Ligamentum latum*, der von der Tube, der *Fimbria ovarica*, dem Ovarium und dem *Ligamentum ovarii* begrenzt wird, liegt der als *Epoophoron* bezeichnete Rest der Urniere. An den Fimbrien können mit seröser Flüssigkeit gefüllte, gestielte oder sitzende Blasen, die *MORGAGNischen Hydatiden*, auftreten.

Ich habe dieser Schilderung die Verhältnisse zu Grunde gelegt, wie sie aus der menschlichen Anatomie bekannt sind, weil wir in der Tat bei den höchststehenden Säugetieren, den Anthropoiden und dem Menschen, sehr einfache Apparate zur Leitung des Eies in die Tube antreffen. Wir wollen nun im einzelnen die Beziehungen zwischen Ovarien und Tubenostien bei den verschiedenen Stämmen der Säugetiere verfolgen.

Die Zustände, wie wir sie bei den *Monotremen* antreffen, erinnern sehr stark an die bei den *Sauropsiden*. Wie bei diesen ist das Ovarium der *Monotremen* wegen der Größe der stark dotterhaltigen Eier traubig, von beerenförmigen Follikeln überragt. Ferner finden wir bei *Ornithorhynchus* noch die gleichfalls an die Vögel erinnernde Erscheinung, daß nur das linke Ovarium vollständig entwickelt ist, während das rechte eine Reduktion erlitten hat. Mir selbst lag nur ein weibliches Urogenitalsystem von *Echidna aculeata* var. *lavesi* vor (Fig. 2). Ich finde hier auch das linke Ovarium etwas stärker entwickelt als das rechte, während für gewöhnlich bei *Echidna* die Ovarien beider Seiten gleich stark ausgebildet sein sollen. Nach SEMON (33) verbleibt bei *Echidna* das rechte Ovarium zeitlebens in Untätigkeit, während nur das linke ovuliert. Das Ovarium ist an seiner vorderen Fläche der Länge nach am Peritoneum so befestigt, daß bei weitem der größte Teil seiner Oberfläche frei ist.

Die Ovidukte sind relativ weite, dickwandige Schläuche, die durch weite, trichterförmige Öffnungen mit der Bauchhöhle kommunizieren. Diese Ostien erinnern durch die vollkommen glatte Beschaffenheit ihrer Wände, ohne jede Andeutung von Fimbrien, gleichfalls stark an die Zustände bei *Sauropsiden*. Die Ostien sind so weit, daß sie bequem die Ovarien, oder zum mindesten die sprungreifen Follikel umfassen können.

Diese primitiven Merkmale, die die *Monotremen* von den

höheren Säugetieren unterscheiden, sichern jedenfalls trotz ihrer Einfachheit die Eileitung hinreichend. Doch finden wir bereits bei den Beuteltieren weit entwickeltere Vorrichtungen für den gleichen Zweck.

Ueber die weiblichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere hat uns besonders die Arbeit von BRASS (5) genauere Kenntnisse verschafft, ferner sei hingewiesen auf die Schilderung OWENS (27). Mir selbst liegen zur Untersuchung vor weibliche Geschlechtsorgane von: *Macropus giganteus*, *Halmaturus thetidis*, *Petrogale penicillata*, *Onychogale frenata* und *Phascolumys latifrons*.

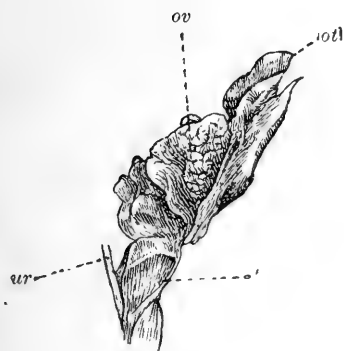


Fig. 2.

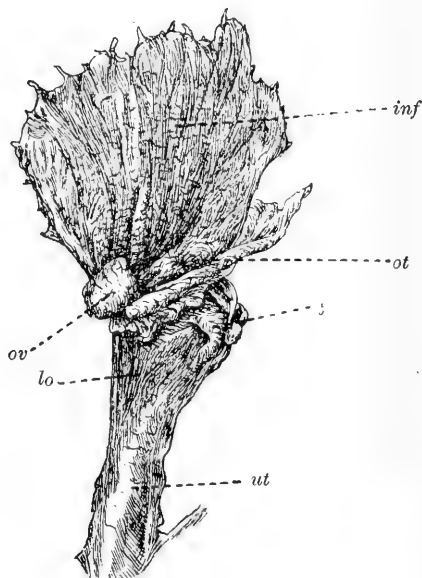


Fig. 3.

Fig. 2. Ovarium und Tube von *Echidna aculeata* var. *lavesi*. Nat. Gr.

Fig. 3. Ovarium und Tube von *Petrogale penicillata*. Nat. Gr.

Bei den verschiedenen Arten von Känguruhs fällt am Ostium tubae die außergewöhnliche Ausbildung der Fimbrien, sowie die Weite des Infundibulum tubae auf. Die Tubenostien sind nicht nur im Stande, das gesamte Ovarium zu umfassen, sondern sie werden auch in der Tat bei der Sektion meist über das Ovar gezogen gefunden. Bei einem Exemplar von *Petrogale penicillata* (Fig. 3) finde ich den Durchmesser des gespannten Tubenostiums in der Verlängerung der Tube 3,8 cm,

während der darauf senkrechte 5,6 cm beträgt, dabei mißt das Ovarium in seinem größten Durchmesser nur 0,8 cm. Auch ein zweites Präparat von dieser Species zeigt den ganz auffallenden Umfang des Infundibulums.

Da das Ligamentum ovarii hier kurz, und die Tube, die leicht geschlängelt verläuft, ziemlich lang ist, kommt das Ostium tubae hier am meisten lateral zu liegen. Zwischen ihm und dem Ovarium liegen stark entwickelte Fimbrien, die man füglich als Fimbriae ovaricae bezeichnen kann. Am linken Infundibulum des einen Exemplares finde ich eine Hydatide gebildet, ein Befund, den wir auch bei höheren Säugetieren öfter antreffen werden.

Den für *Petrogale* geschilderten Befund, kleine Ovarien und weite, befranste Tubentrichter, finden wir im wesentlichen auch bei den übrigen Känguruhs wieder.

Von *Halmaturus thetidis* liegen mir 2 Urogenitalsysteme vor, von denen das eine einem jungen, das andere einem erwachsenen Tiere entstammt. Bei dem jungen Individuum wurde das Becken mit den Eingeweiden in situ konserviert. Hier liegen die Ovarien vom Ligamentum latum vorn bedeckt, von den Tubentrichtern vollständig überzogen. Das Ovarium ist hier relativ größer und die Tube verläuft stärker gewunden als beim erwachsenen Tiere. Auch bei *Halmaturus thetidis* erreicht das Infundibulum tubae einen bedeutenden Umfang, sein größter Durchmesser beträgt 3,5 cm, während das Ovarium nur 0,5 cm lang ist. Dies ist kugelig und dicker als bei *Petrogale*, wo es flach und gestreckt ist. Bei beiden Tieren ist die Oberfläche des Eierstockes nur wenig uneben. Die Innenfläche des Tubentrichters ist bei *Petrogale* mit nach dem Ostium hin konvergierenden kleinen Falten und Leisten versehen. Die Fimbrien verhalten sich in beiden Fällen gleich. Bei dem einen Exemplar finde ich auf der linken Seite eine Hydatide.

*Halmaturus benetti* zeigt dieselbe Gestaltung von Fimbrien und Ovarien wie *H. thetidis*. Bei dem mir vorliegenden Exemplar ist das rechte Ovarium größer als das linke, und seine Oberfläche wird von einem Corpus luteum überragt, das 4 mm Durchmesser besitzt.

Bei *Onychogale frenata* (Fig. 4), von dem mir ein Exemplar zur Untersuchung vorliegt, finde ich das Infundibulum tubae, das im Vergleich zum Ovarium eine weniger bedeutende Größe erreicht, beiderseits tief über die Ovarien herabgezogen, so daß diese erst durch Zurückschlagen des Infundibulums sichtbar

gemacht werden müssen. Es findet sich hier eine Art von Tasche gebildet, die den Eierstock bedeckt, und die vom Infundibulum durch eine Art von Ausstülpung gebildet wird.

Neben dem eigentlichen Ostium tubae, das von dicht gestellten Fimbrien umgeben ist, sehen wir eine größere, blinde, von radiären Falten umstellte Vertiefung, die in einen hohlen Zipfel führt, der in ein Peritonealband, das Liagmentum suspensorium ovarii, ausläuft. In situ wird das Ovarium von dieser Vertiefung aufgenommen.

Es handelt sich hier zum ersten Male um die Andeutung einer Eierstockstasche, Bursa ovarii, wie wir sie später bei höheren Säugetieren noch häufig in den verschiedensten Graden der Ausbildung antreffen werden. Auch hier ist das Peritoneum, das die Tubenöffnung unmittelbar umgibt, im Verein mit den Fimbrien und dem Ligamentum suspensorium zu einer Hülle geworden, die das Ovarium in einer Lage fixiert, in der die Bedingungen für die Ueberleitung eines frei gewordenen Eies aus dem Follikel in die Tube am günstigsten sind. In unserem speziellen Fall wird die Tasche fast ausschließlich von den Fimbrien des Ostium abdominale gebildet, bei Monodelphen werden wir ein anderes Verhalten antreffen.

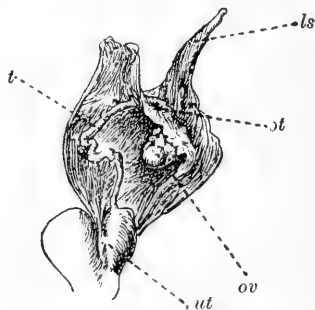


Fig. 4. Tuba und Ovarium von *Onychogale frenata*. Nat. Gr.

Von *Macropus giganteus* liegen mir 2 Urogenitalsysteme vor. Auch hier finde ich im wesentlichen die für *Onychogale* beschriebenen Verhältnisse wieder. Doch ist die Vertiefung, die das Infundibulum um den Eierstock bildet, hier seichter als dort. Auch ist hier das Infundibulum weiter. Im übrigen geben die Ovarien und Tuben von *Macropus* vollständig ein vergrößertes Bild der gleichen Organe von *Onychogale*.

An den Genitalien des Weibchens von *Phascolomys latifrons* (Fig. 5) fällt zunächst auf, daß hier die Tubenostien median von den Ovarien gelegen sind, weil die Tuben bedeutend kürzer sind als bei den Känguruhs. Dagegen sind die Ligamenta ovarii beim Wombat bedeutend länger. Das Ostium tubae ist von wohlausgebildeten Fimbrien umstellt, doch erreicht bei dem von mir untersuchten Tier das Infundibulum längst nicht den Umfang,

den es nach BRASS (5), Taf. 4 Fig. 1, bei *Phascolomys wombat* erreicht. Ferner finde ich keine „Peritonealtasche“, in die Ovarien und Tuben beim Wombat eingelagert sein sollen. Ich kann mir nur vorstellen, daß in situ die Ovarien medianwärts nach den Tubenostien umgeschlagen wären, so daß sie dann vom Ligamentum latum bedeckt würden. Mir scheint die Ueberleitungsvorrichtung an den Ovidukten von *Phascolomys* eher etwas weniger ausgebildet als bei den Känguruhs, obwohl auch hier die Infundibula sehr wohl im stande sein dürften, zum wenigsten die Partie

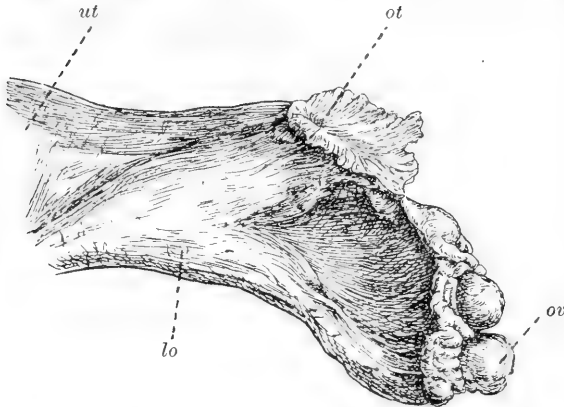


Fig. 5. Ovarium und Tuben von *Phascolomys latifrons*. Nat. Gr.

des Eierstockes zu umfassen, in der die sprungreifen Follikel gelegen sind. Begünstigt wird dieses Umfassen noch durch die ausgeprägt traubige Gestalt des Ovariums. In meinem Präparat zeigt das linke Ovar eine Länge von  $2\frac{1}{2}$  cm und seine Oberfläche

ist von ca. 2 mm im Durchmesser haltenden Follikeln überragt. Im rechten Ovarium dagegen, das sich sonst wie das linke verhält, finden sich an der Oberfläche 2 große Corpora lutea, von ca. 5 mm Durchmesser. Eine deutlich ausgeprägte Fimbria ovarica verbindet ferner Ovarium und Tube und dürfte wohl auch stark beteiligt sein bei der Ueberleitung des austretenden Eies.

Für Beuteltiere finden wir bei BRASS (5) noch die Angabe, daß bei Didelphiden im Embryonalzustand die Ovarien im Verhältnis zum Infundibulum größer sind als bei späteren Stadien.

CARUS und OTTO (6) geben eine Abbildung eines jungen Tieres von *Phalangista vulpina*. Hier sind die Ovarien noch relativ groß und kugelig und die Ostien der stark geschlängelten Tuben sehr viel enger als auf der BRASSschen Abbildung.

Bei BRASS finden wir für *Phalangista vulpina* die Angabe: „Die großen Ovarien weisen eine Oberfläche auf, welche ähnlich der einer menschlichen Hirnhemisphäre gestaltet erscheint. — Das

Orificium abdominale eines jeden Oviduktes ist weit und mit einem schwachen Fimbrienbesatze versehen. Die Ovidukte selbst stellen sich als 2 kurze etwas gewundene dünne Röhren dar, welche sich scharf gegen die verhältnismäßig kleinen Uteri abgrenzen.“ — Nach der BRASSschen Abbildung (Taf. 2) liegen die Infundibula und die Ovarien beide gleichweit von der Mittellinie entfernt, die Tube verläuft ganz leicht geschlängelt und ist etwas länger als das Ligamentum ovarii. Von einer peritonealen Taschenbildung ist keine Rede.

Für *Hypsiprymnus* (Art nicht angegeben) sagt BRASS nur: „Die Ovarien sind groß, nierenförmig und mit glatter Oberfläche. — Die Orificien der kurzen Ovidukte sind von großen Fimbrien umgeben.“ — Nach der dazu gehörigen Abbildung auf Taf. 3 liegen die Verhältnisse, wie wir sie sonst bei Känguruhs kennen gelernt haben, die weiten Infundibula lateral von den Ovarien bei geringer Schlängelung der Tube.

BRASS' Abbildungen für *Macropus giganteus* und *M. benetti* stimmen mit meinen Präparaten überein, wie auch seine kurzen Bemerkungen im Text nichts von meinen Befunden Abweichendes enthalten.

Wir finden also bei den Beuteltieren durchgehends weite, mit deutlich ausgeprägten Fimbrien versehene Infundibula tubae, die im allgemeinen im Verhältnis zum Ovarium groß sind, besonders bei den Känguruhs, weniger bei *Phascolomys latifrons*. Meist liegen die Tubenostien lateral von den Ovarien, bei *Phalangista* gleichweit von der Mittellinie entfernt, bei *Phascolomys median* vom Eierstock.

Hilfsapparate, die von Organen der Nachbarschaft gebildet werden, finde ich nur in der Andeutung einer Eierstockstasche bei *Halmaturus thedidis* und *Macropus giganteus*, die dazu zu dienen scheint, die Wirkung des weiten Fimbrienkranzes bei der Ovulation dadurch zu verstärken, daß sie ein Abgleiten der Fimbrien von der Oberfläche des Ovars verhindert. Die von BRASS für *Phascolomys* angegebene Existenz einer Peritonealtasche vermag ich weder aus meinem Präparat noch aus seiner Abbildung zu entnehmen.

So sehen wir denn in der Ausbildung des Infundibulums bei Beutlern den Hauptfaktor zur sicheren Aufnahme des Eies, im Vergleich mit dem die übrigen Sicherheitsmaßregeln nur gering erscheinen. Wesentlich andere Befunde treffen wir bei den Insectivoren. Hier wird das Ovarium samt dem Tubentrichter

von einer Kapsel des Peritoneums, der Bursa ovarica oder dem Tentorium ovarii umgeben, das nach M. WERER (40) „entweder vollkommen von der allgemeinen Peritonealhöhle abgekapselt ist, oder mit ihr durch eine engere oder weitere Oeffnung kommuniziert“.

Mir liegen zur Untersuchung vor: 3 Urogenitalsysteme von *Erinaceus europaeus*, je eines von *Talpa europaea* und *Sorex araneus*. Eine Abbildung des weiblichen Geschlechtsapparates beim Igel gibt M. WEBER (40) nach DOBSON (7); danach liegt das Ovarium in einem von der Bauchhöhle vollständig abgeschlossenen Zelt. Abweichend lautet die Angabe von HUXLEY (18): „die Eierstöcke sind in weitmündige Peritonealtaschen eingeschlossen.“

Von den 3 Urogenitalsystemen des Igels, die ich untersuchen konnte, war eines einem frisch getöteten Tier entnommen, während die beiden anderen alte, schlecht konservierte Stücke waren. Ich fand an allen folgendes: Der Uterus des Igels ist kurz, mit dicken, halbkreisförmig gebogenen Hörnern. Die Tuben sind scharf abgesetzt, eng und verlaufen stark geschlängelt. Sie enden mit einem mäßig weiten Infundibulum, dessen Fimbrien wohlentwickelt sind. Das Ovarium ist dreikantig, an der Basis fest mit dem Peritoneum verwachsen.

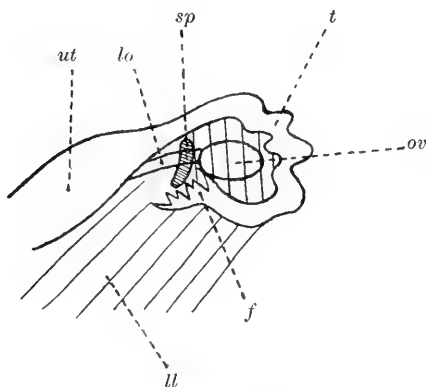


Fig. 6. Schema der Bursa ovarii des Igels.

Seine Oberfläche ist ausgesprochen traubig. Das Ligamentum ovarii ist kurz, dagegen das Mesenterium der Tube, die Mesosalpinx, naturgemäß lang und durch die Tubenschlängelung zu einem Sack ausgebildet, in dem der Eierstock liegt. Das bestehende Schema soll das gegenseitige Verhalten von Lig. ovarii, Mesosalpinx und Ovarium skizzieren (Fig. 6).

Die Tube kehrt nach reichlicher Schlängelung mit ihrem Ostium abdominale in die unmittelbare Nähe ihres Ostium uterinum, also ihres Ausgangspunktes, zurück. Sie beschreibt dabei einen mehr oder weniger vollständigen Kreisbogen, den ich als Tubenschlinge bezeichnen möchte. Dadurch werden die Fimbrien gleich-



zeitig dem Ligamentum ovarii benachbart. Bei diesem Verlauf der Tube bildet die Mesosalpinx eine Tasche (in der Skizze durch vertikale Linien schraffiert). Der Eingang in diese Tasche liegt nun eben an jener Stelle zwischen Lig. ovarii und dem Infundibulum tubae, am vorderen, oberen Rande des Ovariums.

Bei allen 3 untersuchten Präparaten vom Igel finde ich nur an dieser Stelle einen schmalen Schlitz, der in die Bursa hineinführt. Ich muß daher der Ansicht von DOBSON, es handle sich um eine geschlossene Peritonealtasche, widersprechen.

Bei *Sorex araneus* dagegen finde ich die Bursa ovarica ringsum geschlossen, ohne eine Kommunikation mit der Bauchhöhle. In der medianen Hälfte dieser Kapsel liegt die Tube stark zusammengeknäuel. Die Gesamtanordnung des Geschlechtsapparates erinnert sonst sehr an die des Igels. Auch hier finden sich weite, kurze, stark gebogene Uterushörner und enge, gewundene Tuben, die hier aber länger sind, und deren Mesosalpinx die erwähnte geschlossene Tasche bildet. Auf der Oberfläche des linken Ovariums finde ich 2 Corpora lutea, von ca.  $1\frac{1}{2}$  mm Durchmesser.

Auch bei *Talpa europaea* liegen die Ovarien in rings geschlossenen Peritonealkapseln; die Tube verläuft wie bei *Sorex* in starken Windungen im medianen Teil der Kapsel. Eröffnet man diese, so findet man in ihr das enge, mit zahlreichen Fimbrien versehene Infundibulum tubae. Das Ovarium ist abgeplattet dreikantig. Eine Beschreibung der geschlossenen Ovarialkapsel von *Talpa* finden wir auch bei MAC LEOD (24).

MAX WEBER (40) gibt noch eine PETERS entnommene Abbildung des weiblichen Genitalapparates von *Rhynchocyon*. Die Ovarien liegen hier in außerordentlich weiten Kapseln, die durch eine unmittelbar unter dem Ovarium gelegene Oeffnung mit der Bauchhöhle kommunizieren.

So finden wir bei den Insectivoren zwar nicht überall den gleichen Grad der Sicherheit für den Eitransport erreicht, doch tritt überall das Peritoneum der Tube in enge Beziehung zum Ovarium, für das es eine Kapsel bildet. Diese Kapsel sichert bei diesen multiparen Tieren auch da, wo sie noch mit der Bauchhöhle kommuniziert, die Aufnahme des Eies in die Tube in hervorragendem Maße; wo, wie bei *Sorex* und *Talpa*, eine vollständig geschlossene Eierstockskapsel existiert, ist natürlich jedes Verlorengehen eines Eies vollständig ausgeschlossen, da innerhalb der von seröser Flüssigkeit erfüllten Bursa ovarica das Flimmer-

epithel der Fimbrien seine Wirksamkeit entfaltet und die Eier in die Tube spülen muß.

Aehnliche Verhältnisse wie bei den Insectivoren treffen wir bei den Chiropteren an. Die genauesten Angaben über die Anatomie der Geschlechtsorgane dieser Tiere verdanken wir ROBIN (31) und den belgischen Autoren MAC LEOD (24) und VAN BENEDEN (3). Schon vor diesen Untersuchungen gaben EMMERT und BURGAETZY (9) folgende wohl älteste Schilderung der Tuben der Fledermäuse: „Die Muttertrompeten waren sehr eng und ließen sich bloß von der Bauchöffnung aus aufblasen. Sie liefen einige Linien weit sehr geschlängelt von der oberen Seitenwandung der Gebärmutter aus nach einwärts und hinten gegen die unteren Lendenwirbel und endigten sich in eine kleinere und größere dünne Lippe, die mit kleinen Fransen versehen waren und eine längliche Spalte zwischen sich ließen. Beide diese Lippen gingen in das Bauchfell über; die größere bildete mit demselben einen offenen Sack, welcher sich wie eine Kappe über den Eierstock herlegte. Die Eierstöcke waren länglich-runde, sehr kleine Körper.“

Im Gegensatz zu diesen Autoren beschreiben MAC LEOD für *Vesperugo pipistrellus* und VAN BENEDEN für *Rhinolophus ferrum equinum* und *Vespertilio murinus* eine ringsum geschlossene Ovarialkapsel. ROBIN dagegen bestätigt in seinen ungemein exakten Untersuchungen durchaus den Befund EMMERTS und BURGAETZYS. Er fand überall eine Spalte in der wohl entwickelten Eierstockskapsel. Er schreibt darüber: „J'ai toujours trouvé la capsule ovarique bien développée, formant autour de l'ovaire une poche spacieuse adhérente à l'utérus par un de ses pôles, de sorte que l'oviducte tout entier est compris dans sa paroi et rampe entre ses deux feuillets, décrivant une courbe complexe et de forme assez variable pour revenir vers son point de départ près duquel s'ouvre le pavillon de la trompe. En ce point dans toutes les espèces que j'ai étudiées, sauf une, et en particulier chez le *Vespertilio murinus*, déjà cité par EMMERT et BURGAETZY et chez le *Rhinolophus ferrum equinum*, j'ai invariablement trouvé la paroi de la capsule interrompue et séparée de l'utérus par une fente plus ou moins allongée entr'ouverte à l'état de repos, mais que le muscle propre de l'ovaire décrit par M. VAN BENEDEN, doit fermer au moment de la rupture du follicule de GRAAF. C'est dans la paroi même de cette boutonnière que s'ouvre le pavillon de l'oviducte.“

Bei *Vesperugo Kuhlii* fand ROBIN keinen Spalt in der

Bursa ovarica, doch hält er bei der Kleinheit des Objektes nicht für ausgeschlossen, daß er ihn übersehen habe. Bei neugeborenen Tieren ist der Spalt in der Bursa weiter als bei Erwachsenen.

MAX WEBER (40) weist auf den Zwiespalt der Meinungen hin und läßt es dahingestellt, ob überall bei Chiropteren eine vollständig abgekapselte Bursa vorkommt, oder ob manche Arten, wie bei den Insectivoren, eine offene, manche eine geschlossene Bursa besitzen.

Ich habe weibliche Urogenitalsysteme von *Plecotus auritus* und *Vesperugo pipistrellus* untersucht. Die anatomische Schilderung RORINS kann ich vollständig bestätigen. Ich finde bei *Plecotus* zwischen Uterus und Ovarium einen schmalen, aber deutlichen Spalt, der in das Innere der Bursa hineinführt. Die Größe der Bursa ovarica ist im Verhältnis zum Uterus recht bedeutend, auch die Ovarien sind relativ groß. Sie sind nierenförmig mit glatter Oberfläche. Die Tubenschlinge ist sehr ausgeprägt und beschreibt ungefähr eine Ellipse. Die Bursa hat eine dreieckige, kapuzenförmige Gestalt, und bei *Plecotus* liegt der Spalt am oberen Rande. von 2 lippenförmigen Falten begrenzt.

Bei *Vesperugo pipistrellus* ist es mir dagegen ebenso wenig wie MAC LEOD und ROBIN gelungen, einen Spalt in der Bursa nachzuweisen, und obwohl ich keineswegs die Schwierigkeiten unterschätze, die durch die Kleinheit des Objektes verursacht werden, so möchte ich doch annehmen, daß es sich bei dieser Form in der Tat um eine allseitig geschlossene Bursa handelt, daß also wie bei den Insectivoren auch bei Chiropteren zweierlei Formen der Eierstockskapsel vorkommen.

Bei *Galeopithecus* umgeben nach LECHE (22) die Ovidukte fast kreisförmig die Ovarien und enden ihnen gegenüber mit einfachem, nur wenig gefranstem Ostium abdominale.

Mir lag ein Weibchen von *Galeopithecus volans* zur Untersuchung vor, und ich kann LECHES Befund bestätigen. Was speziell die Verhältnisse der wohlausgebildeten Bursa ovarica betrifft, so fand ich die gleichen Zustände wie bei den Fledermäusen, nur natürlich in stark vergrößertem Maßstabe wieder (Fig. 7).

Auch hier liegen, wie bei den Chiropteren, die Genitalien ganz im Becken, in der Nähe der Symphyse. Der Uterus geht in 2 kurze, dicke, von vorn nach hinten abgeplattete Hörner über. Daran schließt sich unmittelbar die Bursa ovarica, in deren Wand die Tubenschlinge fast kreisförmig verläuft. Die Gestalt der Bursa ist, wie auch bei den Fledermäusen, dreieckig, kapuzen-

förmig. Sie endet kopfwärts mit einem langen, starken Ligamentum suspensorium ovarii, das in die Nierengegend zieht. Da, wo das kurze Ligamentum ovarii zur Bursa verläuft, zeigt sich an deren oberem Rande eine 1,5 mm lange Oeffnung, die in das Innere der Kapsel führt und die kleinen Fimbrien des Tubentrichters sehen läßt. Das kleine, 1,5 mm lange Ovarium ist oval und besitzt eine glatte Oberfläche.

So sehen wir denn, daß bei Insectivoren, Chiropteren und Galeopithecidae wieder ein wohlumschriebener, ausgeprägter Typus vorliegt, der wohl in diesem Falle auf genetischer Verwandtschaft beruhen dürfte.

Von Bradytherien konnte ich *Dasypus villosus* und *Bradypus tridactylus* auf den Bau ihrer Tuben und Ovarien untersuchen.

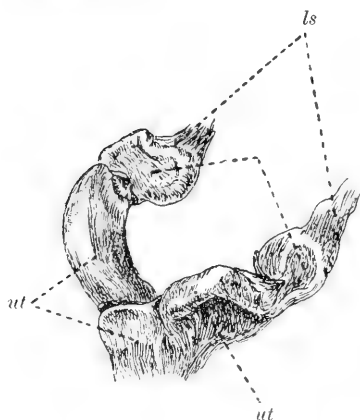


Fig. 7.

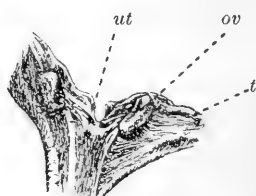


Fig. 8.

Fig. 7. Uterus mit Adnexe von *Galeopithecus volans*. Nat. Gr.

Fig. 8. Uterus und Adnexe von *Bradypus tridactylus*. Nat. Gr.

Der Uterus des dreizehigen Faultieres (Fig. 8) ist ein Uterus simplex, auf der Vorderfläche mit einer seichten Längsfurche versehen, während die Hinterfläche glatt ist. Er wird, ähnlich dem des Menschen, ganz vom Ligamentum latum bedeckt, das sich jederseits auf die Tuben fortsetzt. Beiderseits über den Ovarien weist das Lig. latum eine starke Fetteinlagerung auf, so daß es in der Mitte über dem Fundus uteri eine seichte Einsenkung zeigt.

Die Eierstöcke sind von vorne her nicht sichtbar, da sie von der erwähnten Fetteinlagerung des Lig. latum bedeckt werden. Betrachtet man dagegen die Genitalien von der Rückseite, so sieht man die Ovarien als längliche, dreiseitig abgeplattete,  $5\frac{1}{2}$  mm lange Körper, dem Lig. latum mit schmaler Basis angeheftet.

Die Oberfläche der Ovarien ist glatt; ich vermute, daß es sich in diesem Falle um ein junges, noch nicht geschlechtsreifes Individuum handelt, wegen der Kleinheit des gesamten Geschlechtsapparates.

Die Ovarien werden vom Peritoneum nicht bedeckt, eine eigentliche Bursa ist nicht vorhanden, doch findet sich hinter der Fetteinlagerung im Lig. latum eine seichte Bauchfellfalte, die die Ovarien leicht überwölbt und wohl als Andeutung einer Bursa betrachtet werden kann. Das Lig. ovarii ist kurz und zeigt keine Besonderheiten. Die Tube ist kurz und verläuft ziemlich gestreckt, lateral vom Uterus zeigt sie beiderseits eine Verbreiterung. Die Fimbrien sind schwach entwickelt, und das Infundibulum ist eng.

Ich vermag nicht anzugeben, ob die geschilderten Verhältnisse ein Bild der Geschlechtsorgane des erwachsenen Faultieres geben. Wir finden oft die Bursa ovarica, da, wo sie vorkommt, bei jungen Tieren weniger entwickelt als bei erwachsenen. Ich möchte die Möglichkeit in Erwägung ziehen, daß auch beim Faultier sich derartige Unterschiede beim alten und beim jungen Tiere finden, weil dadurch vielleicht eine meinem Befund etwas widersprechende Angabe von RAPP (29) eine Erklärung finden könnte. Er schreibt: „Die von Bauchfell gebildete seröse Höhle, von welcher bei manchen Säugetieren der Eierstock wie von einer Scheidenhaut umschlossen wird, findet sich bei den Faultieren und bei *Myrmecophaga*, steht aber sehr weit offen.“

In dem mir vorliegenden Präparat könnte man höchstens von der Andeutung einer Bursa ovarica sprechen.

Dagegen kann ich bestätigen, was RAPP weiter sagt: „Bei *Dasypus* ist diese seröse Höhle mehr abgegrenzt und am Rande von der Fallopischen Röhre umfaßt.“

Bei *Dasypus villosus* (Fig. 9) erinnert der weibliche Geschlechtsapparat in seinem Gesamtaufbau äußerlich sehr an den der Primaten. Der Uteruskörper ist solide, von der Gestalt des virginellen menschlichen, auch das Lig. latum überzieht den Fundus und Körper gerade so wie beim Menschen und Affen. Die Tuben verlaufen als 2 fast ganz gestreckte, ziemlich weite Röhren nach beiden Seiten. Die Ovarien sind von vorn nicht zu sehen. Auf der Rückseite bemerkt man, daß am lateralen Tubenende das Mesenterium tubae eine etwa dreieckige Tasche bildet, die nach unten und innen offen ist. Am Rande, der die offene Seite der Tasche begrenzt, sieht man einige deutliche Fimbrien hervorthängen. Darunter ist das mit einer kleinen Keimfläche versehene lang-cylindrische, glatte Ovarium am Boden der Tasche sichtbar.

Schlägt man die Bursa ovarica zurück, so findet man, daß in ihr noch zahlreiche, sehr feine und sehr eng gestellte Fimbrien gelegen sind. Es ist wohl anzunehmen, daß im Leben, und ganz besonders

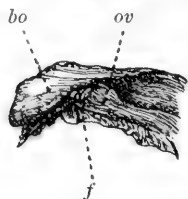


Fig. 9. Bursa ovarica von *Dasypus villosus*. Nat. Gr.

bei den Ovulationen, die Bursa das Ovarium ganz einhüllt. Immerhin haben wir es aber auch hier nur mit einem sehr unvollkommenen Entwicklungsgrad der Bursa zu tun, so daß wir von den Bradytherien im allgemeinen sagen können, daß sie nicht über ein Anfangsstadium der Bursabildung hinauskommen. Die Faultiere stehen darin noch hinter den Gürteltieren zurück.

Untersuchungsmaterial von Manitherien lag mir nicht vor. Ich finde über diese Ordnung uur bei RAPP (29) die Angabe, daß bei *Myrmecophaga* eine weit offen stehende Bursa vorhanden sei. „Die Fallopischen Röhren dehnen sich an ihrem freien Ende schnell in eine elliptische Platte aus, die bei *Myrmecophaga* nicht nur am Rande, sondern auf ihrer ganzen Oberfläche mit hahnenkammförmigen Lappen besetzt ist. Die Fallopischen Röhren bilden schlangenförmige Windungen ohne zu einem Knäuel aufgerollt zu sein.“

MAX WEBER (40) sagt von den *Pholidota*, der weibliche Geschlechtsapparat habe völlig frei liegende Ovarien. An die beiden Uterushörner schlossen sich 2 Tuben mit weiten abdominalen Mündungen an. Ebenso wenig wie über diese Ordnung bin ich im stande, über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane von *Elephas*, *Hyrax* und die der Sirenen etwas auszusagen.

Besonderes Interesse beanspruchen die Ovarien der *Perissodactylen*. Der Eierstock der erwachsenen Stute (Fig. 10) unterscheidet sich von dem aller übrigen bekannten Säuger dadurch, daß die ovulierende, vom Peritoneum freie Fläche auf eine enge, tiefe Grube, die Ovulationsgrube, beschränkt ist. Es ist begreiflich, daß diese Besonderheit im Bau schon seit längerer Zeit die Aufmerksamkeit der Veterinäranatomen auf sich gezogen hat. Ich erwähne die Schilderung von HAUSMANN (15), sowie die von ELLENBERGER und BAUM (8). Das Verdienst, zuerst Aufklärung über die komplizierte Genese dieser Eigentümlichkeit gegeben zu haben, gebührt BORN (4). Mir lagen zur Untersuchung Ovarien von 3 erwachsenen Stuten vor, die ich durch die Güte des Herrn Tierarztes KOLBE vom hiesigen Schlachthofe erhielt.

Außerdem konnte ich das Urogenitalsystem eines wenige Wochen alten weiblichen Massai-Esels untersuchen.

Die Besonderheiten des Pferdeovariums schildert BORN kurz mit folgenden Worten: „Während bei allen Haustieren das Ovarium mehr oder weniger die Gestalt einer Bohne hat, an deren Hilus die Gefäße ein- und austreten, die Befestigung durch das Lig. latum stattfindet und die Ovula auf der ganzen konvexen Fläche des Eierstockes austreten, verhält es sich beim ausgewachsenen Ovarium des Pferdes in manchen Stücken gerade umgekehrt. Dasselbe erscheint umgekehrt bohnenförmig, so daß das Lig. latum

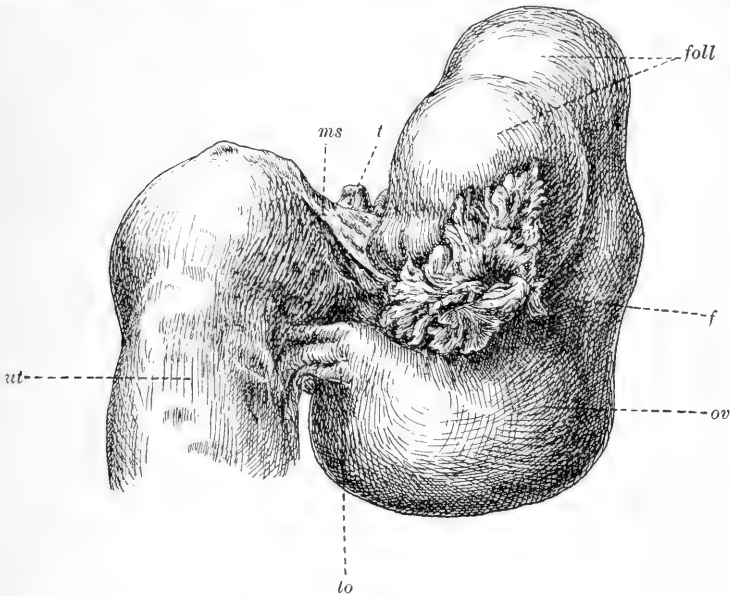


Fig. 10. Ovarium und Tube der Stute.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

am konvexen Rande sich befestigt, an dem auch die Gefäße ein- und austreten. Fast die ganze Oberfläche des Eierstockes ist mit einem dicken Ueberzuge der Serosa versehen. Die Ovula können nur aus einer kleinen Grube in der Nähe des befrannten Randes nach außen gelangen.“

Das Ovarium der Stute hat etwa die Größe einer Kinderfaust. Seine Oberfläche ist von unregelmäßigen Höckern bedeckt, die den GRAAFschen Follikeln entsprechen. Das Peritoneum, das diese Höcker überzieht, ist glatt und etwas glänzend. Vom Ovarium zum lateralen Ende des Uterushornes derselben Seite ziehen vom medialen Rande des Eierstockes 2 Stränge: kopfwärts das

Mesenterium der Tube, Mesosalpinx, etwa 3 cm kaudal davon, parallel zu ihm, das Lig. ovarii. Dazwischen liegt eine tiefe, enge Tasche (4 cm tief, 2–3 cm Seite), die von Lig. ovarii, lateralem Rand des Uterushornes, Mesosalpinx und medialem Rande des Ovars begrenzt wird. Von den Veterinäranatomen wird diese Tasche als Bursa ovarii bezeichnet, ein Ausdruck, der sehr leicht zu Verwechslungen führen kann und daher wohl zweckmäßig durch einen anderen, etwa Recessus ovaricus, zu ersetzen wäre, da er dem, was man sonst unter Bursa ovarii versteht, keineswegs entspricht. Lateralwärts von diesem Recessus kommen wir in eine enge, tiefe Einziehung des Ovariums, die vollständig von dem weiten Ostium tubae mit seinen wohlentwickelten Fimbrien überlagert ist. Schlagen wir diese zurück, so sehen wir in die erwähnte enge Ovulationsgrube hinein, die den vom Peritoneum freien Teil der Ovarialfläche darstellt. Davor, zwischen den einzelnen Fimbrien und ringsum auf dem Peritoneum des Ovariums erblicken wir zahlreiche derbe, fibrinöse Gerinnsel, die nach HAUSMANN (15) aus geronnenem Follikelinhalt entstanden sind. HAUSMANN führt einen pathologischen Fall an, in dem ein derartiger Fibrinstrang zu einer Strangulation des Darmes und zum Tode der Stute führte, jedenfalls ein deutlicher Beweis für die außergewöhnliche Festigkeit und Zähigkeit dieser Ablagerungen.

Breiten wir die Fimbrien auseinander, so finden wir ein weites, unregelmäßig gestaltetes Infundibulum, das für gewöhnlich in auffallend enge Falten gelegt ist. Verfolgen wir die Tube in ihrem Verlauf vom Uterus her, so finden wir, daß sie im wesentlichen gestreckt verläuft, jedoch mit zahlreichen kleinen Einzelbiegungen.

Ein Längsschnitt durch das Ovarium (Fig. 11) zeigt bei einem Präparat, daß viele halbreife Follikel an der Oberfläche des Eierstockes dicht unter dem Peritoneum sitzen. Sie entsprechen den oben bereits erwähnten Hervorragungen an der äußeren Oberfläche des Ovariums; 2 Corpora lutea finde ich in unmittelbarer Nähe der Ovulationsgrube. An einem zweiten Eierstock, der einer alten Stute angehörte, finde ich 5 große Follikel, von denen der größte, vom Umfange einer Walnuß, unmittelbar an die Ovulationsgrube stößt. Ich finde in tieranatomischen Werken die Angabe, daß diese Größe der Follikel bei normalen Pferden erreicht werden kann. Doch können die Follikel auch eine pathologische Größe annehmen, so daß es zu einer wahren Cystenbildung kommt. Von Interesse ist BORNS Hinweis darauf, daß diese pathologischen



Bildungen ihren Grund gerade in dem normalen anatomischen Verhalten haben. Bei Verschuß der Ovulationsgrube, der bei alten Stuten nicht selten vorkommt, können die Follikel nicht nach dieser hin vorrücken, sondern bleiben in der Peripherie liegen, wo sie cystisch degenerieren.

Zwischen den Follikeln sieht man auf dem Schnitt Züge von Ovarialstroma, die nach der Ovulationsgrube hin strahlenförmig konvergieren. BORN ist der Ansicht, diese Bindegewebszüge gäben den schwellenden Follikeln die Direktion nach der Ovulationsgrube hin, eine Auffassung, die wohl dadurch gestützt wird, daß man in der Tat Follikel findet, die birnförmig gestaltet und mit dem dünnen Ende nach der Ovulationsgrube hin gerichtet sind.

Diese eigentümliche Gestalt des Pferdeovariums, sein seröser Ueberzug und die Beziehungen der Ovulationsgrube zum Tubenostium kommen nun erst in postembryonaler Zeit zu stande. Bei neugeborenen Pferden besitzt das Ovarium wie bei allen anderen Huftieren eine vom Peritoneum

freie, durch die FARRESche Linie wohl von diesem abgegrenzte Keimfläche. Auch in dem Verhalten von Tube, Mesosalpinx, und Lig. ovarii zeigen sich noch gar keine Besonderheiten. Während des Wachstumes des Tieres nimmt das Ovarium zunächst an Größe ab, dabei wird die Ovulations- oder Keimfläche mehr und mehr in die Tiefe des Eierstockes versenkt, dadurch daß das Lig. ovarii und die Mesosalpinx sich immer mehr nähern. Das Resultat dieses Prozesses ist der oben beschriebene Zustand. Eine kleine Skizze, der die bei ELLENBERGER und BAUM (8) p. 553 zu Grunde liegt, möge diesen Prozeß erläutern (Fig. 12).

Die Ovarien des Eselfohlens, das ich untersucht habe, befanden sich ungefähr auf dem Stadium von BORNs Fig. 5. Das Ovarium ist eiförmig, fast 10 cm lang. Der größte Teil der Oberfläche

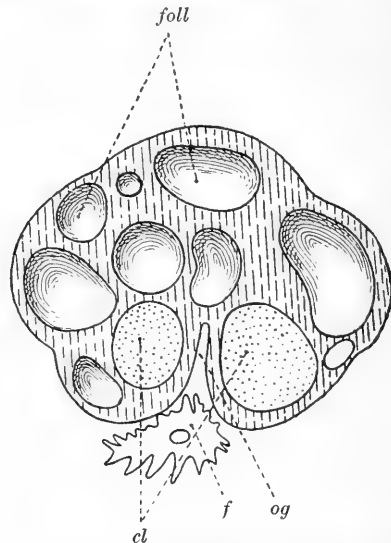


Fig. 11. Längsschnitt durch den Eierstock der Stute. Schema. og Ovulationsgrube.

ist vom Keimepithel mit durchscheinenden Follikelanlagen überzogen. Das Lig. ovarii inseriert am medianen Pol, während des Ostium tubae am entgegengesetzten gelegen ist. Die Tube verläuft unter stärkerer Schlingelung als beim erwachsenen Tier. Von besonderem Interesse scheint mir die Tatsache, daß sich in diesem Stadium die deutliche Andeutung einer Bursa ovarica im üblichen Sinne zeigt. Das Peritoneum zwischen Mesosalpinx und Lig. ovarii ist sogar im stande, einen Teil des Eierstockes zu verhüllen. Diese Tasche verschwindet später, und die beim erwachsenen Tier vorhandene Vertiefung zwischen Ovarium und Uterus ist mit ihr nicht homolog.

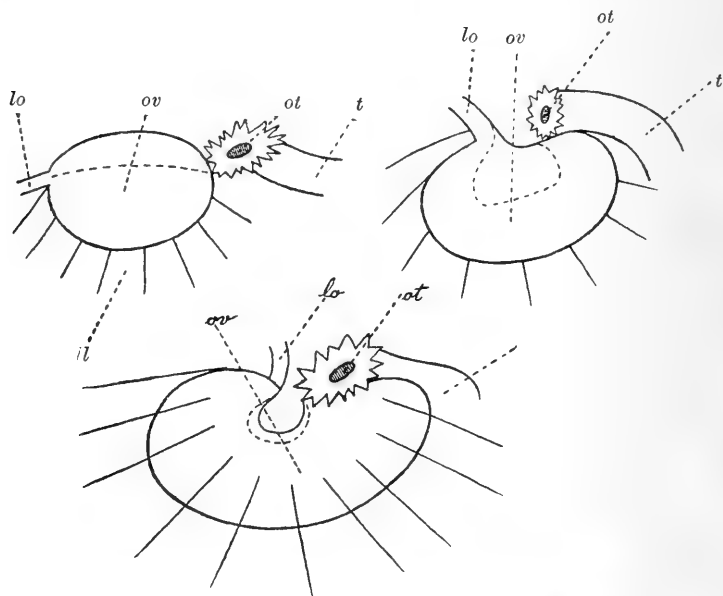


Fig. 12. Schema der Entwicklung des Pferdeeierstockes unter Benutzung einer Abbildung von ELLENBERGER und BAUM.

Es wäre nun von hohem Interesse, zu erfahren, ob sich die übrigen Perissodactylen, die Tapire und Rhinocerotiden in der Entwicklung ihrer Eierstöcke ebenso verhalten. Leider bin ich nicht imstande, diese Frage zu beantworten, da mir nur das Urogenitalsystem eines jungen weiblichen *Tapirus indicus* vorliegt. Es wäre nach dem eben Besprochenen natürlich voreilig, gerade bei Perissodactylen Schlüsse aus dem Verhalten junger Tiere auf erwachsene zu ziehen.

An dem von mir untersuchten Präparate (Fig. 13) sind die Uterushörner ca. 10 cm lang. Das distale Ende eines jeden ist so gestaltet wie beim Pferde, d. h. es endet plötzlich mit einer kuppelförmigen Rundung, die sich scharf gegen die Tube absetzt. Diese ist sehr dick und weit, umzieht das Ovarium mit einer Schlinge, wobei sie noch viele kleine Einzelwindungen beschreibt, und endet mit einem weiten, gegen den Uterus gerichteten Infundibulum, das von einem sehr entwickelten Fimbrienkranz umstellt ist. Eine lange Fimbria ovarica zieht zum Eierstock hin.

Die Ovarien selbst sind langgestreckt-eiförmig und haben eine glatte Oberfläche, die die Grenzlinie zwischen Keimepithel und Peritoneum klar erkennen läßt.

Wenn es erlaubt ist, dies Bild mit dem vom Fohlen bekannten zu vergleichen, so würde es noch am ersten BORN'S Fig. 5 entsprechen, wenigstens, was die Gestalt und das Verhalten des Eierstockes betrifft. Der Verlauf der Tube ist jedoch ganz abweichend. Auch beim jungen Tapir kann von einer zum mindesten angedeuteten Bursa ovarica die Rede sein. Erwähnt sei hier noch, daß ich beim jungen Esel und Tapir deutliche Reste des Epoophorn oder Nebeneierstockes finde.

Ich möchte hier nochmals besonders auf die Lücke hinweisen, die hier in unserem Wissen existiert: manche Fragen, die hier in Betracht kommen, könnten vielleicht durch das Studium des Genitalapparates der in dieser Beziehung so wenig erforschten Sirenen der Lösung näher gebracht werden. Zusammenfassend vermag ich von den Perissodactylen nur zu sagen, daß sowohl Pferde wie Tapire in der Jugend Eierstöcke und Tuben besitzen, die in nichts von denen anderer Huftiere abweichen und bei denen es auch zur Bildung einer beim Pferde später verschwindenden Bursa ovarica kommt. Beim erwachsenen Pferde weicht das Ovarium dadurch von dem aller anderen bekannten Säuger ab, daß die Ovulationsfläche in die Tiefe gesenkt wird, so daß das Peritoneum das ganze übrige Ovarium überzieht, und daß durch

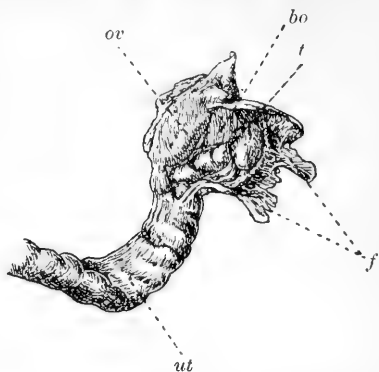


Fig. 13. Ovarium des jungen *Tapirus indicus* mit seiner Umgebung. Nat. Gr.

Zusammenrücken von Lig. ovarii und Mesosalpinx die Tubenmündung unmittelbar neben die Ovulationsgrube verlegt wird.

Einfacher und übersichtlicher liegen die Verhältnisse bei den Artiodactylen. Was die Literatur angeht, so verweise ich hauptsächlich auf das Lehrbuch der Haustieranatomie von ELLENBERGER und BAUM (8), ferner auf die schon erwähnten Werke von HAUSMANN (15) und MAX WEBER (40), sowie auf die Arbeit von KEHRER (20). Mir liegen Urogenitalsysteme vor von:

1) Artiodactyla ruminantia:

Portax picta,  
Camelopardalis giraffa,  
Ovis aries juv.,  
Bos taurus.

2) Artiodactyla non ruminantia:

Sus scrofa domestica,  
Dicotyles torquatus,  
Phacochoerus africanus.

Die Uterushörner von *Portax pictus*, die in ihren stark verjüngten lateralen Partien in mehrfachen Krümmungen verlaufen, gehen mit einer leidlich ausgeprägten Grenze in die etwa gänsefederkiel-dicken, stark geschlängelten Tuben über. An dem Peritonealüberzug, der diese Tuben bekleidet, können wir 2 Blätter unterscheiden: eines zwischen Tube und Uterus, eine direkte Fortsetzung des Lig. latum, und ein zweites, das mit freiem Rande endigt. Man hat sich das so entstanden zu denken, daß der Uterus das ganze Doppelblatt des Lig. latum bis zu dessen Umschlagsstelle ausfüllt, während dies bei der dünnen Tube nicht mehr der Fall ist. Dadurch wird ein Stück des Tubenmesenteriums frei und zur Hülle für den Eierstock verwendbar.

In der nebenstehenden Skizze (Fig. 14) ist dieses Stück mit *ms* bezeichnet. Das Lig. latum ist mit vertikalen Streifen angedeutet, der freie Teil der Mesosalpinx durch Längs- und Querstreifen bezeichnet. Ist nun dieser Teil sehr entwickelt, so kann er eine Tasche bilden, die imstande ist, das Ovarium zu umhüllen. Dies ist der Fall, wenn die Tube in ihrem Gesamtverlaufe eine, manchmal von Einzelkrümmungen begleitete, starke Krümmung beschreibt, so daß sich das Peritonealblatt wie das Mesenterium einer Darmschlinge verhält. Dadurch entsteht in unserem Falle das, was ich als fakultative Bursa ovarii bezeichnen möchte. Das Ovarium wird bei den Wiederkäuern zwar oft in dieser Tasche vorgefunden, doch liegt es auch oft außerhalb, so daß anzunehmen

ist, daß die Tasche durch die Bewegungen der umliegenden Därme vom Eierstock geschoben werden kann. Während der Ovulation wird durch einen später zu erörternden Mechanismus die Tubenmündung sicher auf dem Ovarium mit Hilfe dieser Tasche fixiert werden.

In unserem speziellen Falle bei *Portax* verläuft die Tube stark geschlängelt, aber mit schmaler Mesosalpinx, so daß die Bursa ovarii ziemlich seicht ist und das Ovarium eben straff umhüllen kann. Wo die Bursa an das Ovarium herantritt, liegt das sehr deutliche, von schwach entwickelten Fimbrien an einem weiten Infundibulum umgebene Ostium abdominale tubae. Eine deutliche Fimbria ovarica ist vorhanden. Die Ovarien sind fast kugelige Körper, deren größter Durchmesser 15 mm beträgt. Beide zeigen zahlreiche Corpora lutea, in dem rechten liegt ein stark gefüllter Follikel an der Oberfläche. Während die Fimbria ovarica am lateralen Pole des Ovariums inseriert, entspringt das Lig. ovarii am medianen Pol und zieht von da als kurzer Strang zum Uterus.

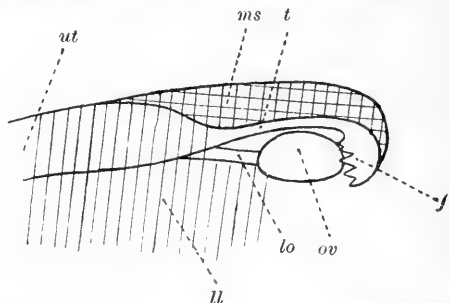


Fig. 14. Schema der Bursa ovarii von *Portax pictus*.

Bei einem halbwüchsigen Weibchen von *Camelopardalis giraffa*, das dem hiesigen zoologischen Garten entstammt, liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Portax* (Fig. 15). Die Ovarien sind hier auffallend groß, länger als dort. Ihre Oberfläche zeigt noch keine reifen Follikel. Das Infundibulum ist hier sehr weit, von zahlreichen zarten, radiären Falten umstellt; doch kann von eigentlichen Fimbrien nicht gredet werden, da der Rand nicht einmal gelappt ist. Doch möchte ich es unentschieden lassen, ob es sich hier nicht vielleicht um einen jugendlichen Zustand handelt. Eine der Fimbria ovarica anderer Tiere entsprechende starke Längsfalte zieht zum lateralen Pol des Ovariums. Ihr gegenüber inseriert auch hier das kurze Lig. ovarii. Die Tube verläuft stärker geschlängelt als bei *Portax*, und ihr freies Mesenterium ist breiter, daher ist hier die Bursa ovarii auch viel tiefer als bei *Portax*, so daß sie bequem den ganzen Eierstock umfassen kann.

Ganz ähnlich wie bei der Giraffe sind die Ovarien der Kuh (Fig. 16) von einer offenen, aber ziemlich tiefen Bursa umgeben. Das mir vorliegende Präparat entstammt einer jungen, bereits geschlechtsreifen Kuh, wie je ein Corpus luteum auf beiden Ovarien beweist. Die Ovarien stehen auch hier am medianen Pol durch das Lig. ovarii mit dem Uterus, am lateralen durch die Fimbria ovarica mit der Tube in Verbindung. Hier sind nämlich an dem weiten, radiär gefalteten Infundibulum deutliche, wenn auch wenig entwickelte Fimbrien zu erkennen. Der Verlauf der geschlängelten Tube ist ähnlich wie bei der Giraffe, auch ist die Mesosalpinx von ähnlicher Breite. In der Bursa ovarii findet sich eine ziemlich starke Fetteinlagerung.

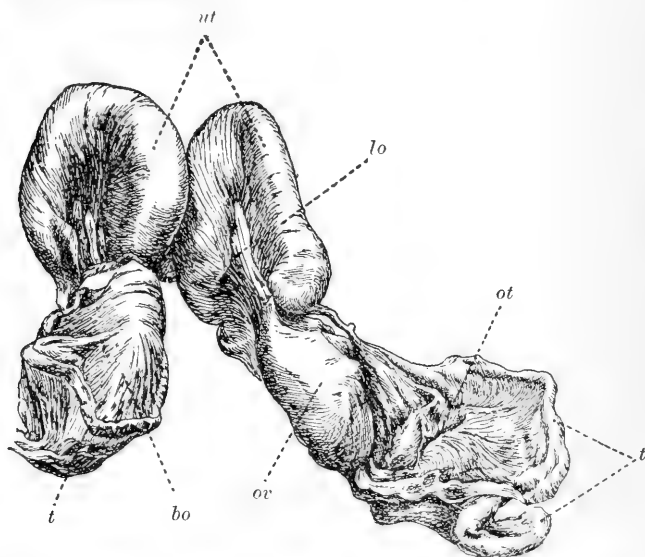


Fig. 15. Innere Geschlechtsorgane einer weiblichen jungen Giraffe.  
 $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr.

Die Geschlechtsorgane des jungen weiblichen Schafes endlich, die mir vorliegen, wiederholen im kleinen fast genau das für Portax beschriebene Bild. Auch hier sind die Ovarien fast kugelig, die Tuben sind stark geschlängelt, mit schmalen Mesenterium, die Bursa ovarii ist demgemäß weit und seicht, ganz auffallend kurz ist hier das Lig. ovarii.

Von Tylopoden lag mir kein Material vor. Nach einer Abbildung bei CARUS und OTTO (6) bieten Ovarium und Tube des Lamas aber ein ganz ähnliches Bild wie die der übrigen Wiederkäuer.

So finden wir denn bei den Wiederkäuern einen sehr einheitlichen Typus. Das Mesenterium der Tube, deren Infundibulum, die Basis des Ovariums und das Lig. ovarii umschließen die weit

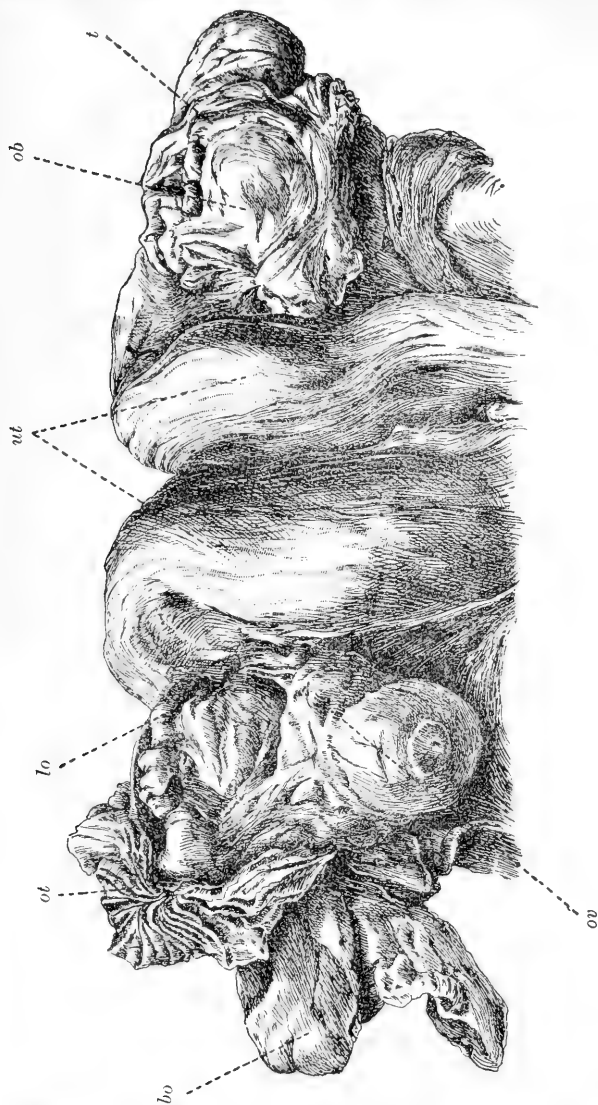


Fig. 16. Innere Genitalien einer Kuh.  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr.

offene Nische, in der das Ovarium an der hinteren Wand des Lig. latum liegt. Es wird also der Ueberschuß an Peritoneum der Tube dazu benutzt, um das Infundibulum mit seinen Falten und Fimbrien mit dem Ovarium in einen geschützten Raum zu bringen.

In einem viel höheren Grad der Ausbildung finden wir dieselbe Einrichtung beim Schwein wieder (Fig. 17, 18). Die langen, darmförmigen Uterushörner dieser Tiere setzen sich scharf gegen die Tuben ab. Diese verlaufen erst eine Strecke geradeaus mit schwachen Krümmungen, dann aber bilden sie eine weite Schlinge, die ungefähr eine Ellipse beschreibt, so daß das Infundibulum der Anfangsstelle der Tube stark genähert wird. Zwischen diesen beiden Punkten findet sich ein Spalt, der in das Innere der Bursa führt, und der in der ganzen Breite mit einem Teil

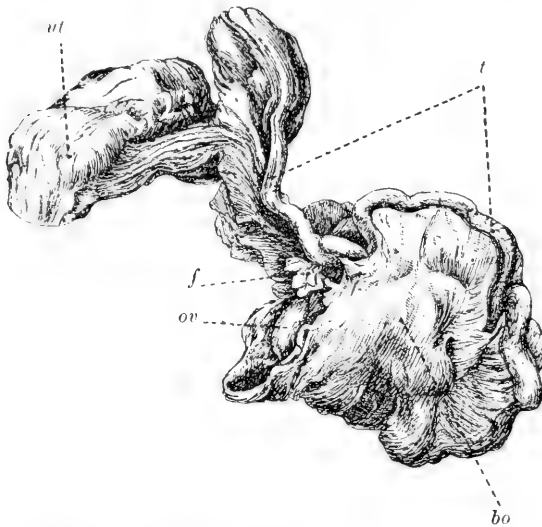


Fig. 17. Ovarium des Hausschweins in der Bursa.  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr.

der Fimbrien des sehr weiten und sehr stark gefranzten Infundibulums besetzt ist. Durch diesen Spalt kann man das wegen der stark vorspringenden Follikel traubige oder „brombeerförmige“ Ovarium hervorziehen. Dies geht im frischen Zustande sogar ziemlich leicht. Die Tube besitzt im Verlauf ihrer Schlinge ein ganz

außerordentlich entwickeltes Mesenterium, das, dünn wie ein Schleier, einen weiten Sack bildet, den das Ovarium noch nicht zur Hälfte ausfüllt. Klappt man das Innere der Bursa nach außen, so sieht man, daß fast ein Viertel ihrer Innenfläche von dem Infundibulum und den Fimbrien eingenommen wird, so daß wohl jedem Ei, das aus der Bursa in die Bauchhöhle wandern wollte, durch diesen ausgedehnten Apparat der Ausweg gründlich versperrt wird.

Bemerkt sei noch, daß das Lig. ovarii hier nicht an der Bildung der Bursa beteiligt ist, da es unmittelbar neben dem ersten geraden Teil der Tube verläuft, der nicht mit zur Bursa-bildung verwandt wird.

Am rechten Ovarium finde ich an einer Fimbrie eine lange



gestielte Hydatide entwickelt, ein, wie erwähnt, nicht seltener Befund bei den verschiedensten Tieren.

Bei *Phacochoerus africanus* treffe ich durchaus denselben Befund an, wie bei *Sus*. Nur ist hier der Eingang zur Bursa noch enger, und die Oberfläche des Ovariums ist nicht traubig, sondern glatt, seine Gestalt fast kugelig.

Auch bei *Dicotyles torquatus* sind die Eierstöcke nicht traubig, sondern kompakt, mit zahlreichen Corpora lutea versehen. Die Bursa, der hier im lateralen Teil wie bei der Kuh viel Fett eingelagert ist, ist wohlentwickelt und nach demselben Typus gebaut wie bei *Sus*. Zwischen Lig. ovarii und Mesosalpinx liegt eine tiefe Nische. Die Tubenschlinge ist weniger weit, auch kehrt das Ostium nicht so nahe zum Ausgangspunkt zurück wie beim Hausschwein, so daß hier der Eingang zur Bursa weiter ist. Die Fimbrien sind weniger entwickelt und das Infundibulum weniger weit als bei *Sus*.

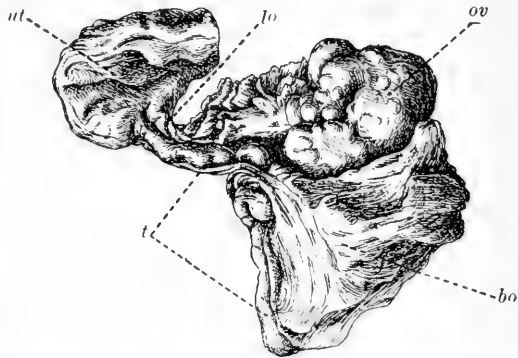


Fig. 18. Ovarium des Hausschweins, Bursa herabgezogen.  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr.

Alles in allem zeigen auch die Schweine einen deutlich ausgeprägten Typus, der gewissermaßen den der Wiederkäuer in größerer Vollkommenheit zeigt. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir annehmen, daß diese größere Ausbildung der Sicherheitsmaßregeln mit der Tatsache in Zusammenhang steht, daß die Suiden multipare Tiere sind. Von Interesse scheint es mir besonders zu sein, daß das Hausschwein, das über eine für seine Größe ganz auffallende Multiparität verfügt, von den 3 untersuchten Species die vollkommensten Vorrichtungen zur Ueberleitung des Eies in die Tube besitzt.

Weibliche Geschlechtsorgane von *Hippopotamus* konnte ich nicht untersuchen, auch finde ich in der Literatur keine Angaben darüber.

Von Nagetieren lagen mir weibliche Urogenitalsysteme vor von *Lepus cuniculus*, *Sciurus regius*, *Sc. spec.*,

*Mus decumanus*, *M. musculus*, *Dasyprocta azarae* und *Hydrochoerus capybara*.

Der mit langen Hörnern versehene Uterus des Kaninchens geht mit deutlicher Grenze in 2 sehr lange, ca. 2 mm dicke Tuben über, die zuerst eine Strecke weit gerade verlaufen, dann aber einige Windungen beschreiben. Die Tube besitzt nur in ihrer letzten, ganz lateral gelegenen Windung ein Mesenterium mit freim Rande. Hier kommt es zur Bildung einer, wenn auch unvollkommenen Bursa, ovarica mit einer richtigen Tubenschlinge. Der Zugang zu dieser Bursa ist weit offen, da die Tubenschlinge nur einen Halbkreis beschreibt. Außerordentlich stark entwickelt ist der Fimbrienbesatz des Infundibulum tubae, das sehr weit und imstande ist, die ganze Oberfläche des sehr schmalen, cylindrischen Ovariums zu umfassen. Die Fimbrien zeichnen sich durch Blutreichtum aus.

Die außerordentliche Fruchtbarkeit des Kaninchens scheint also weniger durch Beihilfe des Peritoneums als vielmehr durch die Tätigkeit des Infundibulum tubae selbst garantiert zu werden.

Kurze Beschreibungen der Tubenmündungen des Kaninchens finden sich bei KRAUSE (21), BEDDARD (2), MARSHALL und HURST (25).

Von Sciuriden liegen mir 2 Urogenitalsysteme vor. Bei *Sciurus regius* finde ich die Tube beiderseits scharf vom Uterushorn abgesetzt. Sie läuft in außerordentlich starken Schlingungen, ohne jedoch in ihrem Gesamtverlauf eine mehr als halbkreisförmige Tubenschlinge zu bilden. Auf diese Art kommt eine ziemlich tiefe, aber weit offen stehende Bursa ovarica zu stande. Die Eierstöcke lagen bei der Sektion vollständig frei, die Bursa läßt sich aber mit Leichtigkeit darüber ziehen. Die Fimbrien, die am lateralen Pol des Eierstockes liegen, sind wenig entwickelt, das Infundibulum ist eng. Die Ovarien selbst sind sehr regelmäßig ovale, glatte Körper von 4 mm Länge. Das Lig. ovarii ist sehr kurz.

Außerdem hatte ich noch ein, allerdings stark lädiertes, weibliches Urogenitalsystem von *Sciurus spec.* in Händen. Hier war die linke Tube aufgewickelt, so daß ihre ganze auffallende Länge sichtbar war, die das Doppelte jedes Uterushornes beträgt.

Auf der rechten Seite des Präparates vermag ich noch zu erkennen, daß die Tube, reichlich geschlängelt, ebenso wie bei *Sc. regius* das Ovarium halbkreisförmig unter Bildung einer offenen Bursa umzieht.

Unter den Caviaden treffen wir bei *Dasyprocta azarae* eine deutliche, aber weit offene Bursa ovarii an. Der

Uterus besitzt 2 lange, streichholzdicke Hörner, die ohne scharf ausgeprägte Grenze in einen noch gestreckten, aber schon bedeutend verjüngten Teil übergehen, der in einer Länge von ca. 1 cm dem Lig., ovarii parallel verläuft. Kurz bevor dieses Band am medialen, gleichzeitig kaudal gelegenen Pol des Eierstockes inseriert, beginnt die eigentliche, stärker geschlängelte Tube, die unter Bildung einer nicht ganz halbkreisförmigen Tubenschlinge das Ovarium umfaßt. Dieses ist elliptisch, flach, die Oberfläche läßt beiderseits eine große Anzahl von durchscheinenden Follikeln erkennen, das Infundibulum ist nicht sehr weit, mit kurzen, aber deutlichen und zahlreichen Fimbrien besetzt.

So hat das Aguti eine Bursa, die etwas besser entwickelt ist als die des Kaninchens; dagegen ist der Fimbrienapparat wieder beim Kaninchen stärker ausgebildet.

Bei *Hydrochoerus capybara* (Fig. 19) liegen die Verhältnisse wieder anders. Die beiden Uterushörner von ca.  $2\frac{1}{2}$  cm

Durchmesser verjüngen sich allmählich bis zum Ursprung der Tube, die hier scharf abgesetzt ist. Bemerkenswert ist, daß im Lig. latum längs der ganzen Uterushörner auffallend

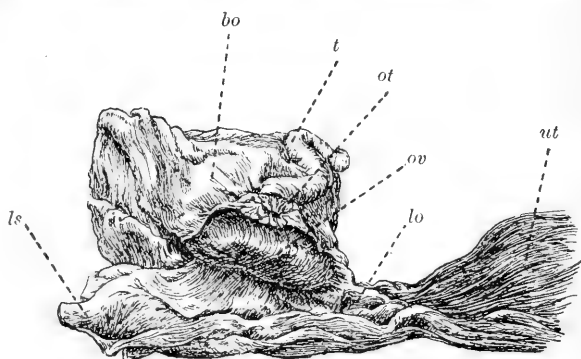


Fig. 19. Bursae ovarica von *Hydrochoerus capybara*. Nat. Gr.

deutliche Reste der Urnieren zu finden sind in Form von parallelen, zum Teil geschlängelten Gängen.

Die Tube verläuft zunächst ungefähr parallel zu dem ziemlich langen Lig. ovarii, dann beginnt sie sich stark zu schlängeln und eine im ganzen zur Längsachse des Ovariums quere Richtung einzuschlagen. So durchzieht sie, außerordentlich stark gewunden, die sehr entwickelte, weite Bursa ovarii, die das Ovarium bis auf einen frei bleibenden schmalen Streifen vollständig umhüllt. Der Spalt in der Bursa, durch den dieser Streif zu erblicken ist, verläuft über die ganze Länge des Ovariums und wird von den Fimbrien des Ostium abdominale tubae begrenzt, das wegen des

zum Ovarium senkrechten Verlaufs der Tube zur Längsachse des Eierstockes parallel stehen muss. Es gelingt nicht, die Gesamtoberfläche des Ovariums ohne Verletzung des Peritoneums zu entblößen, die Bursa läßt sich vielmehr nur ein Stück in die Höhe ziehen. Die Ovarialoberfläche läßt zahlreiche Follikel durchscheinen. Der Eierstock selbst ist elliptisch, abgeplattet, 2 cm lang. Die Fimbrien der Tube sind hier sehr viel kürzer und schwächer entwickelt als beim Kaninchen, dagegen erreicht die Bursa ovarica hier bereits einen hohen Grad der Ausbildung.

In einem viel höheren Grade ist dies der Fall bei den Muriden. Die Uterushörner von *Mus musculus* (Fig. 20) verlaufen bis an ihr laterales Ende fast in gleicher Dicke, um

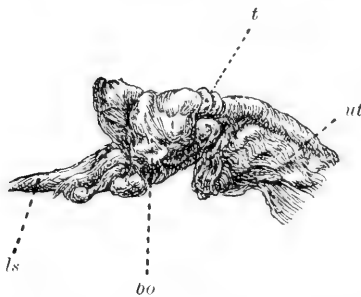


Fig. 20. Bursa ovarica von *Mus musculus*. 5mal vergr.

dann unvermittelt in die dünne Tube überzugehen, die von Anfang an stark geknäuelnd verläuft. Die Windungen dieses Knäuels liegen in der Wand der Bursa ovarii, lateralwärts vom Uterus und unmittelbar median vom Ovarium. Die laterale und hintere Wand der Bursa ovarii zeigt starke Fetteinlagerung. Präpariert man die Bursa ab, so findet man ein

im ganzen fast kugeliges Ovarium, dessen Oberfläche aber durch viele vorspringende Follikel und Corpora lutea uneben erscheint. Die Fimbrien liegen in der Ovarialkapsel. Den Raum innerhalb der Bursa bezeichnet SOBOTTA (34) als Periovarialraum. Dieser Raum kommuniziert durch keinerlei Oeffnung mit der Bauchhöhle.

Denselben Befund treffe ich auch bei *Mus decumanus* an, nur im vergrößerten Maßstabe. Auch zeigt die Ovarialkapsel an dem mir vorliegenden Präparat weniger Fetteinlagerungen als bei *M. musculus*, so daß sich der Verlauf der Tube in der Wand der Bursa deutlicher verfolgen läßt. Es zeigt sich, daß die Tube nach der Bildung des median vom Eierstock gelegenen Knäuels noch eine große Schlinge um das Ovarium herum bildet, deren Gesamtverlauf von vielen einzelnen Biegungen begleitet ist. Die Bursa umgibt den Eierstock ziemlich eng, die Serosa, aus der sie gebildet wird, ist sehr dünn, schleierartig durchsichtig, dabei aber am konservierten Präparat sehr zähe, so daß man leichte Gewalt anwenden muß, um sie zu zerreißen.

So haben wir unter den Nagetieren beim Kaninchen das eine Extrem kennen gelernt, mangelhafte Ausbildung der Bursa zu Gunsten des Infundibulums mit den Fimbrien. Bei den Muriden sehen wir das andere Extrem verwirklicht, eine vollkommen von der Bauchhöhle abgekapselte Bursa, die einen großen Fimbrienapparat überflüssig macht. Stets aber haben wir bei den untersuchten Nagern eine, wenn auch noch so schwach ausgebildete, Bursa ovarica, so daß eine gewisse Einheitlichkeit des Typus, trotz aller Verschiedenheiten im einzelnen, festgestellt werden darf. Von Interesse ist es noch, daß bei dem duplicidentaten Kaninchen die größte Abweichung vom Gesamttypus vorkommt.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß auf der Abbildung, die CARUS und OTTO (6) vom Geschlechtsapparat der weiblichen Wanderratte geben, die Bursa ovarii nicht zu erkennen ist. Die geschlossene Ovarialtasche der Ratte erwähnt dagegen BEDDARD (2).

Sehr interessante Befunde sind bei den Carnivoren anzutreffen. Das Material, das mir von diesen Tieren vorlag, war relativ reichlich. Ich konnte die weiblichen Geschlechtsorgane untersuchen von:

#### Viverridae

Paradoxurus javanicus	Herpestes griseus
„ hermaphroditus	Viverra genetia

#### Felidae

Felis leo juv. et adult.	Felis catus ferus juv.
„ catus domesticus	

#### Hyaenidae

Hyaena crocuta

#### Canidae

Canis familiaris	Canis azarae
„ lupus	

#### Ursidae

Ursus isabellinus	Ursus malayanus juv.
-------------------	----------------------

#### Procyonidae

Procyon cancrivorus	Nasua socialis
---------------------	----------------

#### Mustelidae

Mephitis zorilla	Putorius putorius
Mustela erminea	Lutra vulgaris.

Bei *Paradoxurus hermaphroditus* gehen die langen dünnen Uterushörner allmählich in die schwach geschlängelte Tube über, die in der Gesamtrichtung aber einen ziemlich gestreckten Verlauf besitzt. Am lateralen Tubenende bildet die

Mesosalpinx eine kleine flache Tasche, die den lateralen Pol des Ovariums bedeckt. Hier liegt das mäßig weite, von wenig ausgebildeten Fimbrien umstellte Infundibulum tubae. Die Ovarien sind glatt,  $\frac{1}{2}$  cm lang, dreikantig abgeplattet, ihre Oberfläche läßt vielfach die Eifollikel durchschimmern. Wir haben also sehr einfache Verhältnisse, die einfachsten, die ich bei Carnivoren überhaupt angetroffen habe. Bei einer anderen Art derselben Gattung, bei *Paradoxurus javanicus* (Fig. 21), zeigt der Tuben-Ovarienapparat einen weniger einfachen Bau. Zunächst fällt auf,

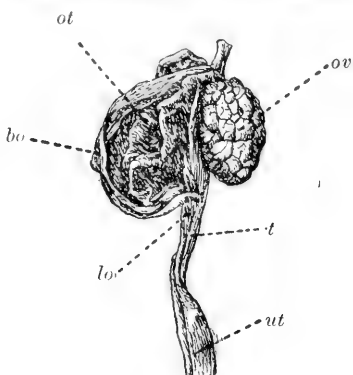


Fig. 21. Bursa ovarica von *Paradoxurus javanicus*. Nat. Gr.

daß die Ovarien hier nicht glatt sind, sondern eine gelappte Oberfläche besitzen, ähnlich der Cetaeenniere mit ihren Renculis. Die Ovarien sind außerdem viel stärker abgeplattet als bei *P. hermaphroditus*. Sie sind 23 mm lang und 9 mm breit. Die Uterushörner sind  $3\frac{1}{2}$  cm lang und gehen mit deutlich erkennbarer Grenze in die Tuben über. Diese verlaufen  $2\frac{1}{2}$  cm weit gestreckt ohne jede Krümmung, bis zur Abgangsstelle des Lig. ovarii. Von da ab umziehen sie in einer etwas mehr als halb-

kreisförmigen Schlinge des Ovarium unter Bildung einer deutlichen, weiten, seichten Bursa, die den ganzen Eierstock mit Leichtigkeit aufnehmen kann. Das Infundibulum tubae, das in dieser Tasche gelegen ist, ist weiter und zeigt deutlichere Fimbrien als bei *P. hermaphroditus*.

*Viverra genetia* besitzt nur ein ganz kurzes, 2 mm langes Ligamentum ovarii, und demgemäß beginnt die Bildung der Tubenschlinge, die in einer weiten flachen Bursa das Ovarium umzieht, dicht am Uterus. Der Eierstock selbst ist fast kugelig und zeigt beiderseits auf der Oberfläche zahlreiche Follikel und einige Corpora lutea.

Bei *Herpestes griseus*, dessen Genitalapparat in seiner Gesamtanordnung an den von *Paradoxurus* erinnert, ist ein weiteres Stadium der Bursabildung erreicht. Das Lig. ovarii und der gestreckt verlaufende Teil der Tube sind hier kürzer als bei der vorigen Art, ihre Länge beträgt nur ca.  $\frac{1}{10}$  von der der Uterushörner. Dagegen ist die Tubenschlinge außerordentlich

deutlich ausgeprägt, und dementsprechend die Bursa ovarica sehr gut entwickelt und geräumig, besonders im Verhältnis zu dem sehr kleinen, stumpf-ovalen Ovarium, dessen Oberfläche glatt ist und durchscheinende Follikel erkennen läßt.

Sehr viel höher ausgebildet ist die Bursa ovarica von *Herpestes fasciatus*. Hier setzt sich die Tube von Anfang an scharf von den dünnen, langen Uterushörnern ab, um unter Bildung einer ungefähr elliptischen Tubenschlinge das Ovarium zu umziehen und um mit ihrem Infundibulum beinahe wieder an ihren Ausgangspunkt zurückzukehren. An dieser Stelle, dicht neben dem 5 mm langen Lig. ovarii liegt der, ebenfalls 5 mm lange, 3 mm breite Schlitz, der in das Innere der sehr entwickelten, dünnhäutigen, das Ovarium eng umfassenden Bursa ovarii führt. An dieser Spaltöffnung lassen sich deutliche Fimbrien erkennen. Von der glatten Oberfläche des Ovariums vermag man nur einen kleinen Streif zu erblicken.

So zeigen die Viverriden einen einheitlichen Typus mit der Tendenz zur Bildung einer Bursa ovarica. Am wenigsten ausgebildet ist sie da, wo die Tube zum größten Teil gestreckt verläuft. Ein je größerer Teil von ihr diesen gestreckten Verlauf aufgibt und sich an der Bildung der Tubenschlinge beteiligt, desto vollkommener ist die Bursa ausgebildet. Den höchsten Grad der Entwicklung erreicht sie bei *Herpestes fasciatus*, während die übrigen untersuchten Formen es nicht über eine Bursa mit weiter Öffnung hinaus bringen.

Die Feliden, die wir nun betrachten wollen, schließen sich im Bau ihrer Bursa ovarii den Viverriden an. Die 3 von mir untersuchten Arten, Löwin, Wild- und Hauskatze, zeigen im wesentlichen einen übereinstimmenden Bau, so daß das jetzt zu sagende für alle drei gilt:

Die Uterushörner der Löwin sind Schläuche von 2 cm Durchmesser, die in gleicher Dicke bis zur deutlich ausgeprägten Tubengrenze verlaufen. Etwas vor dem Abgange der Tube geht das nur 2 cm lange, aber sehr starke Lig. ovarii zum Eierstock hin und inseriert an dessen medianem Pol. Etwas dorsal vom entgegengesetzten Pol zieht, wohl als eine Fortsetzung des Lig. ovarii, das Lig. suspensorium kopfwärts bis in die Nierengegend. Die Ovarien selbst sind derbe, walnußgroße Gebilde, deren Oberfläche durch Follikel und Narben uneben ist. Das rechte Ovar zeigt zwei, das linke ein Corpus luteum (die Löwin ist trächtig gestorben). Das Ovarium ist durch die beiden erwähnten Bänder fest mit dem

Lig. latum verbunden. Unmittelbar neben der Abgangsstelle des Lig. suspensorium reichen die Fimbrien des Infundibulum tubae bis dicht an das Ovarium heran, ohne jedoch mit ihm in direkte Berührung zu treten, so daß man nicht von einer eigentlichen Fimbria ovarica reden kann. Das Infundibulum ist sehr weit und reicht bis zum Ende des Uterushornes. Die größte Entfernung zwischen 2 Fimbrien beträgt 4 cm. Diese Entfernung entspricht außerdem der Länge der Oeffnung in der Wand der Bursa ovarii. Die Tube selbst verläuft innerhalb der Bursa und beschreibt ungefähr einen Halbkreis. Die gegenseitige Lage der einzelnen Teile des gesamten Apparates soll die nebenstehende Figur erläutern (Fig. 22). Die Bursa selbst ist, wie erwähnt, weit offen, aber bequem imstande, das Ovarium aufzunehmen, das dann vollständig von den Fimbrien des weiten Tubentrichters bedeckt wird.

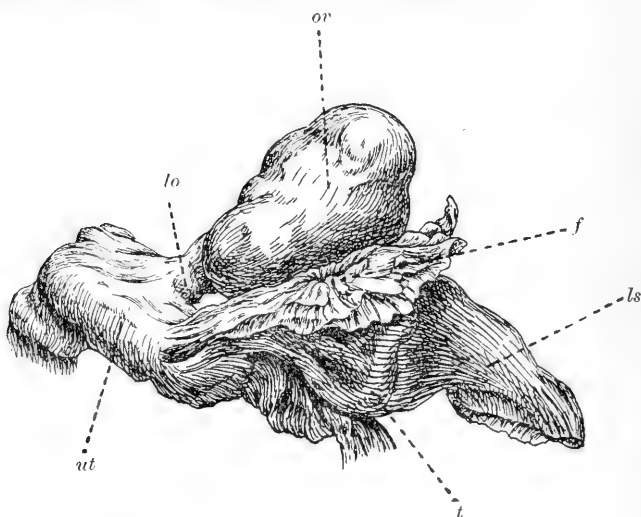


Fig. 22. Ovarium der Löwin. Nat. Gr.

Bei einem jungen Exemplar von *Felis leo* finde ich dieselben Verhältnisse, nur ist das Ovarium, wie ja überhaupt bei jungen Tieren, größer im Verhältnis zur Bursa, außerdem bildet es ein gestreckteres Oval als beim erwachsenen Tiere.

Eine noch mehr gestreckte, fast spindelförmige Gestalt des Eierstockes finde ich bei einer halbwüchsigen europäischen Wildkatze; bei einer erwachsenen Hauskatze ist das Ovarium auch bedeutend gestreckter als bei der Löwin, doch nicht so sehr wie bei der jungen Wildkatze. Hierbei mögen aber die Altersunterschiede beider Tiere sehr in Betracht kommen, so daß ich



daraus auf keinen Artcharakter schließen möchte. Die beiden genannten kleinen Katzenarten teilen die offene Bursa sowie die starke Entwicklung des Infundibulums und seiner Fimbrien mit der Löwin

So zeigt die Bursa ovarii der Feliden zwar keine wesentliche Weiterentwicklung gegenüber der der zuletzt erwähnten Viverriden; in der Ausbildung des Fimbrienapparates haben die Katzen jedoch eine höhere Stufe erreicht.

Einen anderen Befund bietet die wohlentwickelte Bursa ovarica der gefleckten Hyäne (*Hyaena crocuta*), (Fig. 23). Die Uterushörner dieses Tieres sind lange, etwas gewundene Schläuche, die mit deutlich ausgeprägter Grenze von der Tube abgesetzt sind. Kurz bevor der Uterus endigt, geht an seiner medianen Seite das gerade verlaufende, 3 cm lange Lig. ovarii ab. Vom vorderen Ende des Lig. ovarii zum Uterus zieht halbkreisförmig der Rand des Infundibulum tubae mit seinen Fimbrien, unter ihm liegt der schmale, spaltförmige Eingang in die Bursa ovarii, aus der sich hier das Ovarium nicht mehr hervorstülpen läßt.

Die Tube bildet eine richtige Tubenschlinge, deren Endpunkt etwa 1 cm vom Ausgangspunkte entfernt liegt. Die Bursa ist sehr geräumig, 5 cm lang, ihre Wand ist sehr stark mit Fett durchsetzt. An dem lateralen, oralen Pol des Ovariums setzt sich wie bei *Felis* ein langes, starkes Lig. suspensorium an. Der Spalt der Bursa wird gebildet durch eine mit schwachen Fimbrien besetzte Randpartie des Infundibulums. Klappt man den Trichter, soweit möglich, auf, so sieht man einen außerordentlich entwickelten Apparat von Leisten, Falten und Fransen. Im Grunde der Bursa sieht man das dicke kleine, fast kugelige Ovarium liegen, dessen glatte Oberfläche reife Follikel und Narben von geplatzten zeigt.

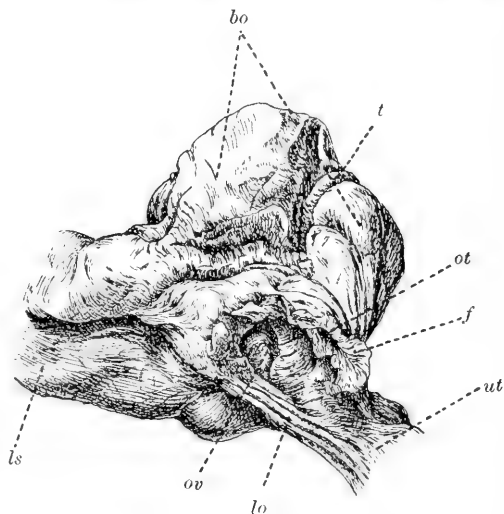


Fig. 23. Bursa ovarica von *Hyanaea crocuta*. Nat. Gr.

So finden wir bei der Hyäne einen sehr vollkommenen Apparat zur gesicherten Leitung des Eies, eine weite, bis auf einen Spalt geschlossene, nicht fakultative Bursa, und einen diesen Spalt bewachenden, sehr stark ausgebildeten Fimbrienapparat.

Noch einen Schritt weiter führen uns die Caniden. Wolf, Hund und brasilianischer Blaufuchs verhalten sich in allen wichtigen Punkten vollkommen gleich, so daß ich den Befund bei der Wölfin als eine für alle drei Species gültige Schilderung geben kann. Der Hauptunterschied der Hyäne gegenüber liegt darin, daß die Tubenschlinge vollständiger, die Bursa noch vollkommener geschlossen und ein größerer Teil des Infundibulums in die Bursa miteinbezogen ist.

Das Ligamentum ovarii des Wolfes (Fig. 24—26) ist sehr wenig entwickelt, höchstens  $\frac{1}{2}$  cm lang. Es entspringt am lateralen Rande des Uterushornes ganz an dessen Ende. Ihm gegenüber, am medianen Rande, geht die Tube ab, die hier eine fast vollständige Ellipse beschreibt, so daß das Infundibulum tubae vom Ostium uterinum kaum  $\frac{1}{2}$  cm entfernt ist. In dieser sehr vollkommenen Schlinge liegt nun das mäßig große, ovale Ovarium, das von außen überhaupt nicht zu sehen ist, sondern erst durch Spaltung der Wand der Bursa sichtbar gemacht werden muß. Betrachtet man die unverletzte Bursa von der Rückseite, so sieht man eine ovale,  $4\frac{1}{2}$  cm lange Kapsel (das Ovarium ist nur 2 cm lang), die ringsum stark mit Fett durchsetzt ist, aber in der Mitte ein durchsichtiges Feld zeigt, durch das das Ovarium deutlich hindurchscheint. Dreht man das Präparat um (Fig. 25), so sieht man auf der Vorderseite die Bursa ganz mit Fetteinlagerungen durchsetzt so daß hier der Eierstock nicht durchscheint. An der Stelle, wo das Ovarium durch das kurze Lig. ovarii mit dem Uterus in Verbindung steht, liegt unmittelbar median von dem Ansätze des Lig. suspensorium ein ganz enger, 5 mm langer Spalt, dessen medianer Rand einige Fimbrien erkennen läßt. Dies ist der Eingang zur Bursa ovarii, der einzige Ort, an dem sie mit der Bauchhöhle kommuniziert. Die Tube läßt sich in der fetthaltigen Kapselwand von außen nicht ganz verfolgen, man muß sie durch Präparation freilegen, um ihren Verlauf in Form einer Ellipse zu erkennen (Fig. 26). Das Infundibulum tubae ist schwach entwickelt, eine starke Ausbildung der Fimbrien erscheint auch bei einer so hohen Entwicklungsstufe der Bursa überflüssig.

Den Bau des Hundeeierstockes hat VALLISNERI (36) zuerst beschrieben. Auf seine biologischen Beobachtungen über die

Veränderungen der Ovarialkapsel während der Brunst werden wir weiter unten einzugehen haben.

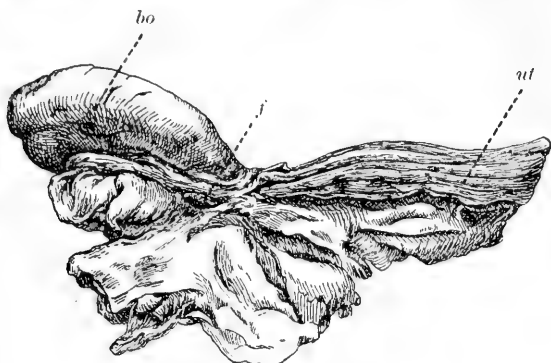


Fig. 24.

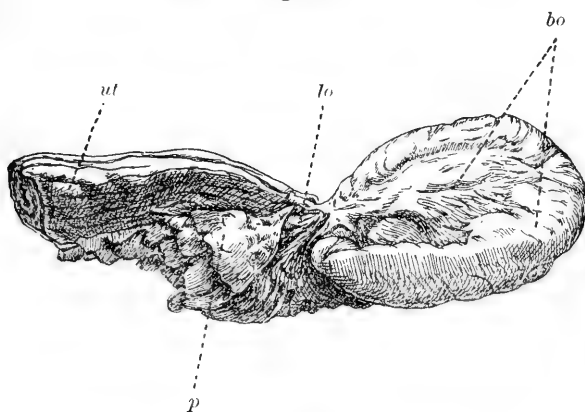
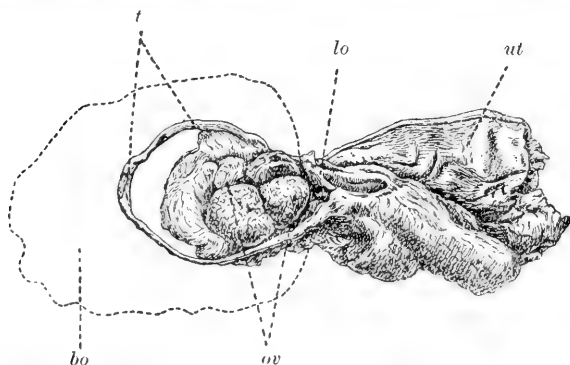


Fig. 25.

Fig. 24 u. 25. Bursa ovarica der Wölfin von der Vorder- und Rückseite gesehen.  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr. *p* Peritoneum.

Fig. 26. Tube der Wölfin, freipräpariert.  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr.

Noch weiter gediehen ist der Abschluß der Bursa bei den Ursiden. Bei *Ursus isabellinus* endigt der Uterus wie bei den Caniden plötzlich, und die Tube beginnt sofort eine fast vollkommen kreisförmige Schlinge zu bilden, so daß ihr Ausgangspunkt unmittelbar neben die Fimbrien zu liegen kommt. Im einzelnen verläuft sie mit kleinen Schlängelungen ähnlich der Tube des Pferdes. Die Bursa ovarica ist vollständig geschlossen, ihre Wand ist auch hier, wie bei den Caniden, stark fetthaltig, besonders die vordere, ventrale Fläche. An der Stelle, wo bei den Caniden der Spalt in die Bursa führt, hängen einige fest in die Wand der Kapsel eingemauerte Fimbrien hervor, in deren Umgebung kein Spalt zu finden ist. Doch gelingt es, zu zeigen, daß zwischen den Fimbrien selbst ein enger Kanal in das Lumen der Bursa führt, also ein verlagertes Stück von Hohlraum des Infundibulum tubae.

Bei einem jungen Exemplar von *Ursus malayanus* (Fig. 27) jedoch ist dieses Loch größer, etwa kreisrund, sein Durchmesser

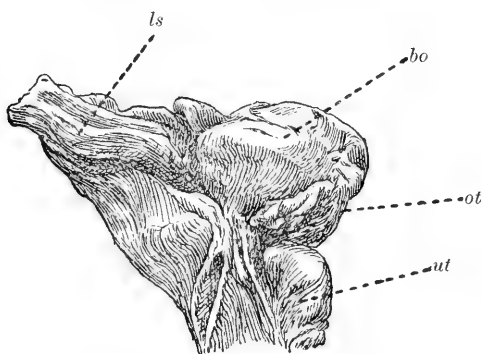


Fig. 27. Bursa ovarica von *Ursus malayanus* inv. Nat. Gr.

beträgt etwa  $1\frac{1}{2}$  mm. Bei diesem Tiere ist die gesamte Konfiguration der Bursa ebenso wie bei *Canis* und *Ursus isabellinus*: Die Tube verläuft kreisförmig mit kleinen Schlängelungen, nur sind hier die Ovarien sehr dick, fast kugelig und füllen das Lumen der Bursa fast aus. Die Kommunikation mit dem Innern der Kapsel wird

auch hier durch einen Teil des Infundibulums hergestellt. Drückt man auf die Bursa, so treten Luftblasen aus dem Loch aus und erweitern es, und man sieht dann deutlich, daß es ringsum von Fimbrien umgeben ist. So ist hier bei den Ursiden an Stelle des Kapselspaltes der Hunde ein minimales rundes Loch übrig geblieben, das vielleicht dazu dienen könnte, den Austausch seröser Flüssigkeit zwischen dem Periovarialraum und der Bauchhöhle zu vermitteln.

Die Procyoniden ähneln im Bau ihrer Bursa außerordentlich den eigentlichen Ursiden. Hier ist der Teil des In-

fundibulum tubae, der von außen an der Bursa ovarii sichtbar ist, noch kleiner als bei Ursus.

Bei *Procyon cancrivorus* liegt das Ovarium auf einem ununterbrochenen dicken Band im Peritoneum, dem Lig. ovarii, das 2 cm vor dem Ende jedes Uterushornes entspringt und sich kopfwärts vom Eierstock als Lig. suspensorium bis zur Niere fortsetzt. Zwischen Uterus, Ovarium und Lig. ovarii liegt nun die kleine Stelle, an der einige Fimbrien sichtbar sind. Dies ist aber an dem mir vorliegenden Präparat nur am linken Ovarium der Fall, während rechts an der gleichen Stelle nur ein schmaler, leicht gekrümmter Spalt, ähnlich bei *Canis*, aber kleiner, zu finden ist, der in den Hohlraum der Bursa hineinführt. Auf der linken Seite ist der Spalt größtenteils durch den Fimbrienzipfel ausgefüllt. Ich muß es unentschieden lassen, ob wir in diesem unsymmetrischen Verhalten einen normalen oder außergewöhnlichen Fall zu erblicken haben. Bei Eröffnung der Bursa findet man das glatte, ovale Ovarium von 7 mm Länge darin, das den engen Raum der Kapsel vollständig ausfüllt. In der Kapselwand verläuft, wie bei Ursus, die Tube leicht geschlängelt und eine sehr ausgeprägte Tubenschlinge bildend.

Die Uterushörner von *Nasua socialis* verlaufen leicht geschlängelt. Ihre Länge beträgt 4 cm, die Dicke 4 mm. Unmittelbar vor der Bursa ovarii enden die Uterushörner, und wie bei *Procyon* findet sich hier zwischen Uterus, Lig. ovarii und Eierstock ein enger Spalt, der einige Fimbrien sichtbar werden läßt. Auch hier existiert eine Kommunikation mit dem Innenraum der Bursa. Diese ist wie bei *Procyon* eng, umschließt den Eierstock dicht und läßt in ihrer Wand deutlich den Verlauf der Tubenschlinge mit den vielen kleinen einzelnen Biegungen erkennen. Auch hier finde ich eine geringe Asymmetrie: Auf der rechten Seite ist der aus dem Spalt der Bursa hervorschauende Teil der Fimbrie größer als auf der linken. Das Lig. ovarii, das sich auch hier als starkes Lig. suspensorium kopfwärts zu den Nieren fortsetzt, verläuft schon von der Teilungsstelle des Uterus ab, lateral von den Hörnern, ihnen parallel und dicht anliegend.

Ich möchte hier noch bemerken, daß über die Bursa ovarii des *Kinkayous*, *Cercoleptes caudivolvulus*, zwei verschiedene Angaben existieren; während CARUS und OTTO (6) die Bursa als mit einer Oeffnung versehen schildern und abbilden, gibt BEDDARD (2) an, die Bursa dieses Tieres sei vollständig von der Bauchhöhle abgeschlossen; mir selbst lag kein Material von

diesem Säuger vor, so daß ich nicht imstande bin, zu entscheiden, welche Meinung richtig ist.

So zeigen die Procyoniden und Ursiden einen im wesentlichen gleichen, sehr einheitlichen Typus. Nur in der Größe des Spaltes in der Wand der Bursa treten bei den verschiedenen Arten Verschiedenheiten in der Ausbildung auf.

Den höchsten Grad der Entwicklung unter Raubtieren hat die Bursa ovarii endlich bei den Mardern erreicht. Hier kommt es nämlich wie bei manchen Insectivoren und Nagern, zu einem vollständigen Abschluß der Bursa von der Bauchhöhle.

Auf die geschlossene Bursa der Musteliden hat zuerst E. H. WEBER (38) hingewiesen. Gleichzeitig hat er aber auch eine lange Zeit verbreitete falsche Auffassung in die Literatur eingeführt, nämlich daß die Bursa ovarica dieser Tiere der Tunica vaginalis testis entspreche.

Bei *Mustela erminea* (Fig. 28) sind die Uterushörner nicht ganz streichholzdick (Durchmesser nicht ganz 2 mm). Ihre

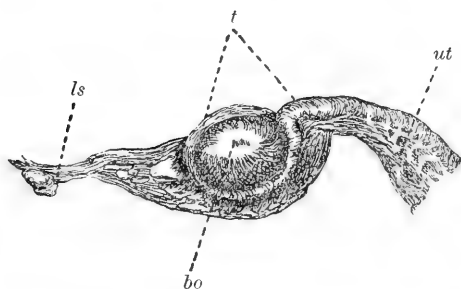


Fig. 28. Bursa ovarica von *Mustela erminea*. Doppelte nat. Gr.

Länge beträgt  $2\frac{1}{2}$  cm. Sie gehen plötzlich in die dünne Tube über, die den Eierstock eng umkreist, eine sehr enge Ellipse beschreibt und mit dem Ostium, das hier nicht „abdominale“ genannt werden kann, zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehrt. Die Bursa ist auf ihrer Vorderseite von ganz

dünnem, fettlosem, schleierartigem Peritoneum gebildet, durch das man die Follikel an der Oberfläche des Eierstockes hindurchsehen kann. Auf der Rückseite findet man das Lig. ovarii schwach, das Lig. suspensorium stark ausgebildet. Die Bursa ist ringsum lückenlos geschlossen, auch an der Stelle, wo sich bei Caniden und Ursiden ein Spalt findet. So ist also hier das Ostium tubae mitsamt seinen Fimbrien völlig in den Hohlraum der Bursa aufgenommen, und es ist, wie bei *Mus* und *Sorex*, ein richtiger Periovarialraum gebildet und somit die höchste mögliche Stufe der Sicherheit für die Beförderung des Eies erreicht.

Die Ovarien von *Putorius putorius* sind, abgesehen von

ihrer bedeutenden Größe, denen von *Mustela* ganz gleich gebaut. Als einzigen Unterschied wüßte ich nur anzugeben, daß die Ovarialkapsel beim Iltis stärkere Fetteinlagerungen zeigt als beim Hermelin. Daß in der Tat keine Kommunikation zwischen Periovarialraum und Bauchhöhle besteht, kann man leicht durch Druck auf die Bursa feststellen, wenn man das Präparat aus dem Alkohol herausgenommen hat. Auch sehr kleine Oeffnungen wie bei *Ursus* und *Procyon* geben sich dann dadurch zu erkennen, daß Luftblasen aus ihnen austreten. Bei den Musteliden ist das jedoch nicht der Fall. Auch bei den beiden noch untersuchten Formen, *Lutra vulgaris* und *Mephitis zorrilla*, treffe ich denselben Befund an den Ovarien an, wie bei *Mustela*.

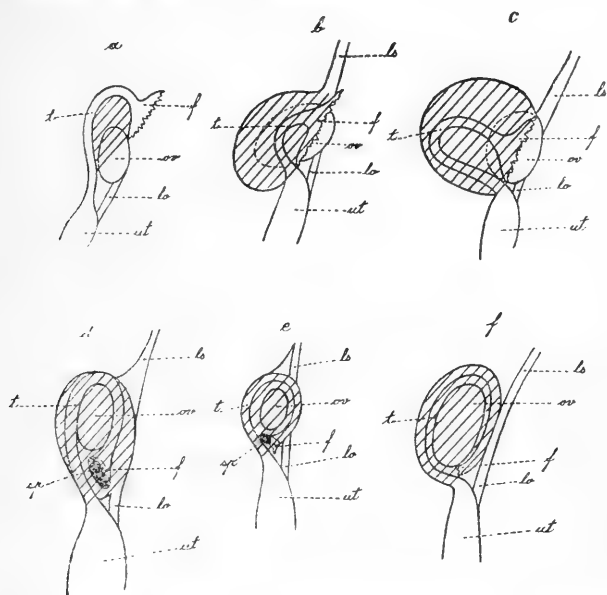


Fig. 29. Schema der Bursa ovarica von Carnivoren. a *Viverra*, b *Felis*, c *Hyaena*, d *Canis*, e *Ursus*, f *Mustela*.

So zeigt uns die Ordnung der Carnivoren in äußerst lehrreicher Weise die schrittweise Ausbildung der Bursa ovarii von einer offenen weiten Spalte bis zum ringsum geschlossenen Sack. Ein Schema (Fig. 29) möge diese Stufenleiter erläutern. Die Bezeichnung ist in allen Figuren dieselbe: *ut* = Uterus, *lo* = Lig. ovarii, *ov* = Ovarium, *ls* = Lig. suspensorium, *t* = Tube, *f* = Fimbrie. Der Bezirk der Bursa ist durch Schraffierung angedeutet, die punktierte Linie bedeutet den Umriß des Ovariums.

Nach den Angaben von E. H. WEBER (38) und M. WEBER (39) besitzen auch die Pinnipedier eine völlig geschlossene Bursa ovarii. Ich selbst konnte kein Material von diesen Tieren untersuchen. Die Tatsache, daß die land- und wasserbewohnenden Carnivoren beide die gleiche Einrichtung besitzen, wäre ein weiterer Beweis für ihre Verwandtschaft.

Eigenartige Verhältnisse treffen wir bei den Denticeten und Mysticeten an.

Von Denticeten liegt mir ein weibliches Urogenitalsystem von *Phocaena communis* vor, von Mysticeten stand mir kein Material zur Verfügung. Die 5 cm langen Uterushörner von *Phocaena* enden an der Ursprungsstelle des kurzen, dicken Lig. ovarii und gehen in die kurze, geschlängelte, 3 mm dicke Tube über, die mit einem Infundibulum von 3 cm Durchmesser endigt. Der Rand dieses Trichters ist nicht mit Fimbrien besetzt, so daß die Tubenmündung an die der Monotremen erinnert. Die Ovarien selbst finde ich auf beiden Seiten von ungleicher Größe, rechts 1,5, links 2 cm lang. Sie sind lang, fast cylindrisch, ihre Oberfläche ist glatt. Zwischen Tube und Ovarium liegt eine schmale Längsnische. Das ist die Stelle, die der Bursa ovarii entspricht. Hier, bei *Phocaena*, kann von einer Bursa keine Rede sein. Das Innere des Tubentrichters ist mit netzförmigen Falten und Leisten versehen, ähnlich wie ich es oben p. 672 für die junge Giraffe beschrieben habe. Sie bilden offenbar den Ersatz für die fehlenden Fimbrien, während der Mangel einer Bursa wohl durch die außerordentliche Ausbildung des Infundibulums ausgeglichen werden dürfte.

Ich möchte noch bemerken, daß ich eine Schilderung der Tubenmündung von *Phocaena* bei RAPP (30) vollkommen bestätigen kann, nur erreicht bei meinem Exemplar das Infundibulum nicht den Durchmesser wie bei dem von RAPP beschriebenen (über 2 Zoll). Wahrscheinlich handelte es sich um Tiere verschiedener Altersstufen.

Noch viel auffallender ist nach M. WEBER (39) der Umfang des Tubenostiums bei *Hyperoodon rostratus*: „Der Ovidukt hat einen geschlängelten Verlauf und nimmt dabei allmählich an Weite zu; er liegt eingebettet in dem dünnhäutigen, sehr weiten Lig. latum. Seine Weite nimmt allmählich so sehr zu, daß sein abdominales Ende die Gestalt eines Trompetenendes hat. Die ‚Tuba‘, die hier mit Recht ihren Namen trägt, endigt hier nämlich mit einem Ostium, das nicht weniger als 72 cm Umfang hat. Die Ränder desselben sind glatt, wellenförmig, über die



Innenfläche dagegen laufen feine Falten weg, auch ist sie von feinen Flocken bedeckt.“

Bei *Hyperoodon* und bei *Balaenoptera* fand WEBER eine Rinne, die von den beiden konvergierenden Rändern gebildet wurde und zum lateralen Rande des Ovariums zog. Diese Rinne besitzt dreieckigen Querschnitt, in ihrer Tiefe verläuft eine feine Furche.

WEBER fand ebensowenig wie ich eine Eierstocktasche. Er bemerkt, man könne die „Austiefung des hinteren Blattes des Lig. latum“ bei Walen der des Menschen vergleichen, „sie gleicht aber nicht dem Eierstockszelt der Kuh, noch viel weniger der Eierstockskapsel des Schweines“.

GEGENBAUR (11) sieht in dem Fehlen der Eierstocktasche der Cetaceen einen primitiven Charakter. Jedenfalls kommen solche Verhältnisse wie bei den Walen nur noch bei Monotremen vor, nämlich ein glatter, fimbrienloser Rand des Infundibulums und eine außerordentliche Weite des abdominalen Ostiums, das den Eierstock bequem umfassen kann.

Die Prosimier und Primaten zeigen keine starke Tendenz zur Bildung einer Hülle des Eierstockes.

Von Prosimiern liegen mir nur 2 Präparate vor, ein altes Injektionspräparat der weiblichen Genitalien von *Lemur mongoz* aus der alten anatomischen Breslauer Sammlung und ein frisches Urogenitalsystem von *Lemur varius*.

Der Uterus von *Lemur mongoz* ist zweihörnig, die Hörner sind kurz und dick (2 cm lang und  $1\frac{1}{2}$  cm dick). Sie sind scharf abgesetzt von der geschlängelten 2 mm dicken Tube. Vom lateralen Rande der Uterushörner zieht an deren Ende das nur 3 mm lange Lig. ovarii zum Eierstock. Das Ovarium ist flachgedrückt-eiförmig, es ist nur an einer schmalen kurzen Stelle in der Nähe seines lateralen Poles am Lig. latum befestigt, sonst liegt es ganz frei. Das Mesenterium der Tube bildet am lateralen Pol des Ovariums eine kleine kapuzenartige Tasche, die Andeutung einer Bursa ovarii, die indessen nur einen sehr kleinen Teil des Ovariums zu bedecken vermag. Das Lig. suspensorium ovarii ist stark entwickelt und mit Fetteinlagerung versehen.

Bei *Lemur varius* (Fig. 30) besitzt der Uterus zwei kurze dicke Hörner, die plötzlich kuppelförmig enden und kurz vor ihrem Ende das kräftige, ziemlich lange Lig. ovarii zum Eierstock entsenden. Dieser ist maulbeerförmig, da die Oberfläche von zahlreichen vorspringenden Follikeln überragt wird. Die Länge der Ovarien beträgt 7 mm. Die Tube verläuft unter Bildung einer

annähernd halbkreisförmigen Tubenschlinge mit zahlreichen kleinen Schlängelungen und endet mit einem weiten, nur mit schwachen Fimbrien versehenen Infundibulum, das auf seiner Innenfläche zahlreiche Leisten und Falten trägt. Das Mesenterium der Tube bildet eine deutliche, weit offene Bursa ovarii, die imstande ist, den ganzen Eierstock zu umhüllen, und dies in situ auch wirklich tut. Der Spalt der Bursa wird hier nur zum kleinen Teil vom Infundibulum begrenzt, zum größeren vom Mesenterium der Tube. Wir haben also hier eine deutliche Bursa, die etwa auf der gleichen Höhe der Ausbildung steht, wie die der Wiederkäuer.

Bei den Affen finden wir eine geringere Ausbildung der Bursa ovarii und auffallenderweise sogar ein Verschwinden dieser Einrichtung bei den höheren und höchsten Formen. Zu Untersuchungen liegen mir Geschlechtsapparate vor von: *Cebus capucinus*, *Cerocopithecus mona*, *C. rufus*, *Cynocephalus mormon* und *Simia satyrus*.

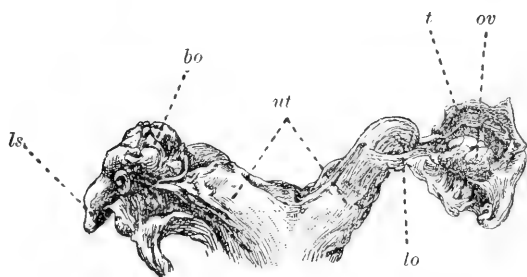


Fig. 30.

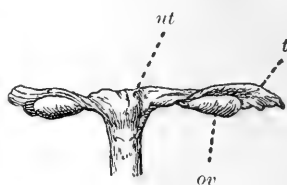


Fig. 31.

Fig. 30. Innere weibliche Genitalien von *Lemur varius*. Nat. Gr.

Fig. 31. Innere weibliche Genitalien von *Cebus capucinus*. Nat. Gr.

Der Geschlechtsapparat von *Cebus capucinus* (Fig. 31) erinnert in seinem Gesamtaufbau sehr an den menschlichen. Der Uterus simplex ist 17 cm lang, 4 mm breit, er wird vom Lig. latum straff überzogen. Die Tuben gehen rechtwinklig zu beiden Seiten des Fundus uteri von ihm ab und verlaufen bis zur Mündung fast ganz gestreckt in einer Länge von 8 mm. Die Ovarien sind länglich-ovale Gebilde, 6 mm lang, 2 mm dick. Sie sind durch das Lig. ovarii mit dem Uterus verbunden. Zwischen Tube und Ovarium liegt eine schmale flache Vertiefung, die aber nicht den Namen einer Bursa ovarii verdient. Die Tuben enden mit einem mäßig weiten Infundibulum mit gut entwickelten Fimbrien, von denen eine als deutliche Fimbria ovarica zum Eierstock zieht.

Bei CARUS und OTTO (6) finde ich eine Abbildung des Geschlechtsapparates von *Myctes fuscus*, der in seinem Aufbau sehr dem von *Cebus* ähnelt. Auch hier liegt zwischen Tube und Ovarium eine seichte Vertiefung, die nicht als Bursa ovarii bezeichnet werden kann. Wir haben also bei den amerikanischen Affen eine große Einfachheit der Verhältnisse festzustellen.

Auch bei den altweltlichen Affen finden wir meist keine starke Ausbildung der Bursa ovarii.

Bei *Cynocephalus mormon* (Fig. 32) besitzt der Uteruskörper eine außerordentliche Dicke, die unterhalb des Fundus 15 mm beträgt, von diesem dicken, birnförmigen Corpus gehen

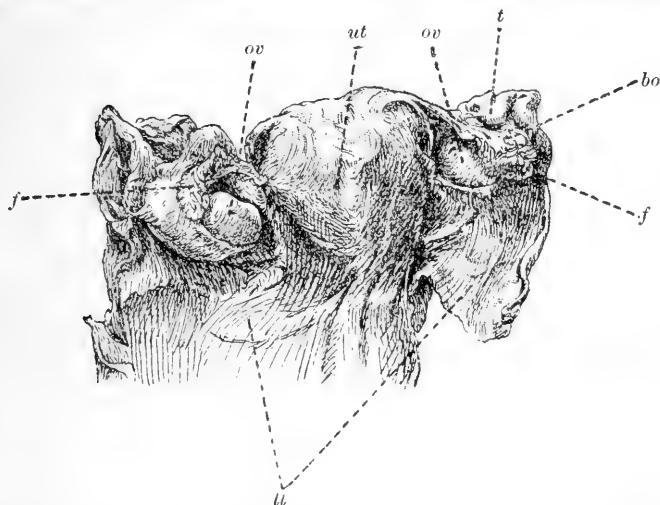


Fig. 32. Innere weibliche Genitalien von *Cynocephalus mormon*. Nat. Gr.

wie beim Menschen an beiden Ecken des Fundus die Tuben ab, die hier ziemlich geschlängelt verlaufen. Merkwürdigerweise ist diese Schlängelung auf der rechten Seite des Körpers mehr ausgeprägt als auf der linken. Dieser Ungleichheit entspricht auch das Verhalten der Mesosalpinx, so daß auf der rechten Seite eine wohl ausgebildete Bursa ovarica vorhanden ist, die den größten Teil des Eierstockes aufnehmen kann, während die entsprechende Vertiefung auf der linken Seite nur einen kleinen Teil des Ovariums zu fassen vermag und kaum noch als eigentliche Bursa ovarii bezeichnet werden kann. Die Fimbrien des Infundibulum tubae, dessen Durchmesser etwa 1 cm beträgt, sind beiderseits gut ausgebildet. Die Eierstöcke hängen durch ein kurzes (2 mm),

aber derbes Lig. ovarii mit dem Uterus zusammen. Sie sind 1 cm lang, 6 mm breit, 4 mm dick, an dem vorderen Rande mit ziemlich breiter Basis am Lig. latum befestigt.

Die einseitige Ausbildung der Bursa scheint mir in diesem Fall zu zeigen, daß es sich um ein in Rückbildung begriffenes Organ handelt.

Bei *Cercopithecus mona* und *C. rufus* finde ich beiderseits sehr stark geschlängelte Tuben, deren Mesenterien beiderseits auch tiefe Bursae ovaricae bilden. Außerdem ist hier der Fimbrienapparat stärker entwickelt als bei *Cynocephalus*. Die sonstigen Verhältnisse, der Bau des kurzen, dicken Uterus simplex und die Gestaltung und Lage der Ovarien zeigen große Uebereinstimmung mit denen der vorhergehenden Art.

Viel weniger deutlich ausgebildet ist die Bursa ovarica beim Orang-Utan. Mir liegen drei weibliche Urogenitalsysteme von *Simia satyrus* vor. Zwei stammen von jungen, das dritte von einem älteren Tiere. Für das kleinste Tier sind die Maße folgende:

Uterus, Länge 1,5 cm	Ovarium, Länge 14 mm
„ Breite 1 „	„ Breite 7,5 „
„ Dicke 6 mm	Tubenlänge 3 cm.

Für das mittlere Exemplar:

Uterus, Länge 2,5 cm	Ovarium, Länge 2 cm
„ Breite 2,5 „	„ Breite 7 mm
„ Dicke 8 mm	Tubenlänge 4,5 cm.

Für das älteste Exemplar:

Uterus, Länge 4,7 cm	Ovarium, Länge 1,9 cm
„ Breite 4 „	„ Breite 7 mm
„ Dicke 2,8 „	Tubenlänge 5 cm.

Der Uterus des Orang-Utan (Fig. 33) liegt wie der menschliche als platter, birnförmiger Körper im Lig. latum. Vom Fundus ziehen in fast geradem Verlauf die Tuben rechtwinklig seitwärts vor den Ovarien vorbei, um mit einem befransten Infundibulum zu enden, dessen Durchmesser bei dem größten Tier 2 cm beträgt. Kurz vor der Bildung des Infundibulums beschreibt die Tube eine Biegung, so daß das Ostium abdominale nach dem Ovarium hinsieht. Hinter der Tube, von ihr durch eine seichte, wenig geräumige Vertiefung, die Andeutung einer Bursa ovarii, getrennt, liegt das langgestreckte, mäßig abgeplattete Ovarium. Bei den beiden noch jugendlichen Exemplaren ist seine Oberfläche glatt und läßt weder Follikel noch Narben erkennen, bei dem größten Exemplar sind deutliche Follikelnarben sichtbar. Die

vordere Fläche des Ovariums liegt der Wand jener Vertiefung an, die der Bursa entspricht. Doch vermag diese bei den älteren Tieren nur höchstens ein Drittel der Oberfläche des Ovariums zu bedecken. Bei dem jüngeren Exemplar dagegen ist die Bursa, um diesen Ausdruck der räumlichen Homologie wegen zu gebrauchen, tiefer und sogar fähig, von der hinteren Fläche des Ovariums am lateralen Pol einen kleinen Teil zu bedecken.

Es scheint mir besonders von Interesse zu sein, daß bei dem älteren Tiere die Bursa in ihrem Wachstum nicht Schritt hält mit dem des Ovariums.

Am medianen Pol ist das Ovarium durch ein sehr kurzes Lig. ovarii mit dem Uterus verbunden.

So finden wir denn bei diesem hoch entwickelten Anthropoiden den Apparat zur Ueberleitung des Eies in die Tube wenig weiter entwickelt als bei den amerikanischen Affen, jedenfalls viel weniger ausgebildet als bei den beiden anderen untersuchten Katarhinen.

Auch der Mensch erhebt sich nicht über diese Stufe, auch bei ihm ist statt der Bursa ovarii nur die beim Orang beschriebene seichte Vertiefung am hinteren Blatt des Lig. latum zwischen Tube und Ovarium vorhanden. Daher besitzt der Mensch eine weit geringere Sicherheit für den Transport der Eier in die Tube als manches viel tiefer stehende Säugetier. Im einzelnen verweise ich auf die Lehrbücher der menschlichen Anatomie.

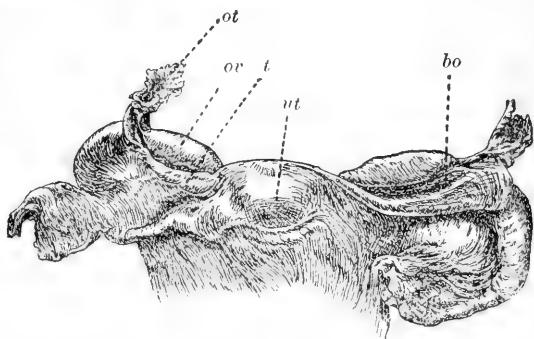


Fig. 33. Uterus mit Adnexen von *Simia satyrus* inv. Nat. Gr.

## II. Ergebnisse.

### 1. Morphologische:

Wenn wir nun die Resultate der vorstehenden Untersuchungen zusammenfassen, so finden wir folgendes:

Der Apparat zur Leitung des Eies in die Tube tritt in verschiedenen Formen auf, nämlich:

1) Das Infundibulum tubae ist weit mit glattem Rande ohne Fimbrien. Eine Bursa ovarii ist nicht vorhanden. Das ist der Fall bei Monotremen und Cetaceen.

2) Das Infundibulum ist weit, so daß es den Eierstock umfassen kann. Die Fimbrien sind wohlausgebildet. Eine Bursa ovarii ist nicht vorhanden oder doch nur angedeutet. Hierher gehören die Beuteltiere, ähnlich, wenn auch sich mehr 4 nähernd ist die Einrichtung beim Kaninchen.

3) Die Bursa ist nur angedeutet, Fimbrien sind vorhanden, doch ist das Infundibulum eng. Hierhin gehören die Bradutherien, Platyrrhinen, Anthropoiden und der Mensch. Einen ähnlichen Befund, der aber nach 4 hinneigt, weisen die Viverriden und Prosimier auf.

4) Es existiert eine weit offene (fakultative) Bursa ovarica, Fimbrien sind vorhanden, die Weite des Infundibulums ist mäßig. Hierher gehören unter den Raubtieren ein Teil der Viverren und die Katzen; unter den Nagern die Caviaden, ferner alle Artiodactylen, von Affen *Cercopithecus* und *Cynocephalus* (Uebergang zu 3). Die Suiden bilden einen Uebergang zu 5).

5) Die Bursa kann nicht vom Eierstock entfernt werden, kommuniziert aber durch eine Oeffnung mit der Bauchhöhle. Das ist der Fall bei Insectivoren, Chiropteren, Hyänen, Hunden und Bären, die bereits einen Uebergang zu 6) bilden.

6) Die Bursa ist vollständig geschlossen. Das kommt vor bei Insectivoren, *Vesperugo*, Muriden und Musteliden.

7) Das Ovarium ist bis auf die „Ovulationsgrube“ vom Peritoneum umhüllt. Die Tubenmündung liegt der Grube unmittelbar benachbart. Dies ist beim Pferde der Fall.

Was nun bei dieser Uebersicht am ersten auffallen muß, ist die Tatsache, daß die Vorrichtungen für die Leitung des Eies in die Tube oft bei gar nicht miteinander verwandten Säugetieren die gleiche Stufe der Ausbildung zeigen. Wir haben oben gesehen, daß bei den Carnivoren eine kontinuierliche Entwicklungsreihe der Bursa ovarii nachzuweisen ist. Dabei zeigt sich, daß meistens innerhalb einer Ordnung die einzelnen Familien ein ganz bestimmtes Gepräge aufweisen. So haben die Viverren, Katzen, Hunde, Bären und Marder jede für sich ihre Charaktere, und die Familien sind in dieser Beziehung gut abgegrenzt. Aber wir können dann auch wieder feststellen, daß andere Ordnungen ähnliche Stufenreihen aufweisen, ohne daß wir allerdings überall die einzelnen Stadien so genau verfolgen könnten, wie bei den Raubtieren. So ist z. B. die Bursa ovarica der Schweine im Verhältnis

zu der der Wiederkäuer entsprechend höher ausgebildet, wie die der Hyänen zu der der Katzen. Die Bursa der Hyänen wiederum steht auf einer ähnlichen Höhe der Ausbildung, wie sie Hydrochoerus unter den Nagern aufweist. Ganz besonders auffallend ist es, daß die beiden höchsten Stadien der Bursabildung (6 u. 7) so häufig bei ganz verschiedenen Ordnungen wiederkehren.

Es handelt sich hier um eines der Beispiele für Konvergenzerscheinungen in der Natur, die wir, je genauer wir untersuchen, desto häufiger antreffen. Die Natur schlägt einen sich bewährenden Weg nicht nur einmal ein, sondern sie arbeitet an verschiedenen Stellen mit den gleichen Mitteln. Gerade in unserem Falle zeigt sich diese Konvergenz in besonders deutlichem Maße: Die Eier sind gefährdet bei der Passage durch die freie Bauchhöhle. Das Mittel, die Tubenmündung und die ovulierende Fläche des Eierstockes durch eine gemeinsame Hülle zu verbinden, führt zum Ziel, und so sehen wir es in 4 verschiedenen Ordnungen bis zur höchsten Ausbildung, zur Bildung eines abgeschlossenen Periovarialraumes angewandt. Ich sehe in der Multiparität der Tiere einen maßgebenden Faktor für die hohe Ausbildung der Bursa ovarii, denn in der Tat finden wir die höchsten Grade der Entwicklung bei stark multiparen Tieren, wie Ratten, Mäusen, Spitzmäusen, Maulwürfen und Mardern. Eine scheinbare Ausnahme bilden die uniparen Fledermäuse. Wir dürfen aber wohl sicher annehmen, daß sie ihren Ursprung von insectivoren, multiparen Tieren genommen haben und daß bei ihnen die Uniparität eine sekundäre Anpassung an das Luftleben ist, da eine mehrfache Trächtigkeit die Leichtigkeit des Fliegens stark beeinträchtigen müßte. Bei multiparen Tieren, deren Eier zu mehreren die Follikel verlassen (vergl. HENSEN [17] für das Meerschweinchen), ist die Möglichkeit viel größer, daß Eier außerhalb der Tubenmündung gelangen und in der Bauchhöhle zu Grunde gehen, als bei solchen Tieren, die nur ein Ei ausstoßen. Daher ist gerade bei den Multiparen eine gute Ausbildung der Leitungsvorrichtungen notwendig. Ich verstehe deshalb einen Gedankengang WIEDERSHEIM's (41) nicht, der über die Bursa ovarica folgendes schreibt:

„Im letzteren Fall, der z. B. für die Muriden gilt, ist der Ovarialsack von Cölom vollständig abgekapselt und steht nur durch das Ostium tubae mit dem Uterus in Verbindung. So erscheint die Ueberleitung in die Tube gesicherter als in den Fällen, wo es sich in der Regel um eine weite Verbindung des peritonealen Ovarialsackes mit dem Cavum peritonei handelt. Der Grund

für jene Einrichtung ist aber nicht klar, da es sich gerade bei Ratten und Mäusen um Tiere handelt, welche exzessiv fruchtbar sind, so daß eigentlich keine Ursache für die Bildung jener gesicherten Eileitung vorliegt.“

Ich halte es für wahrscheinlicher, daß die große Fruchtbarkeit dieser Tiere nicht vorhanden wäre, wenn sie nicht durch so weit ausgebildete Schutzmaßregeln garantiert würde.

Daß die Bursa ovarica bei so niedrig organisierten Säugern wie bei den Insectivoren höher entwickelt ist als bei vielen hochorganisierten Formen, erklärt sich wohl ungezwungen dadurch, daß die Multiparität eine Eigenschaft vieler primitiver Säugetierformen ist. Vielleicht spielt die Uniparität, die ja meist als sekundär erworbene Eigenschaft großen, hoch entwickelten Tierformen zukommt, eine umgekehrte, rückbildende Rolle für die Bursa ovarii. Das würde wenigstens die ausgesprochene Rückbildung der Bursa bei Anthropoiden und Menschen unserem Verständnis näher rücken. Daß es sich hier in der Tat nicht um eine primäre Eigenschaft, sondern um eine Reduktionserscheinung handelt, schließe ich erstens daraus, daß bei den tiefer stehenden Katarrhinen eine Bursa vorhanden ist; zweitens daraus, daß ich bei *Cynocephalus mormon* eine Unregelmäßigkeit im Auftreten der Bursa finde (Asymmetrie), die wohl, wie immer solche Inkonstanz des Auftretens, den Schluß zuläßt, daß es sich um ein der Rückbildung verfallenes Organ handelt; drittens daraus, daß beim Orang-Utan in einem jüngeren Stadium die Bursa besser ausgebildet ist als bei älteren und in ihrem Wachstum mit dem des Ovariums nicht Schritt hält.

WALDEYER (37) sieht in dem reduzierten Leitungsapparat beim Menschen eine Ursache für den Verlust vieler Eier. „Indem eine unmittelbare Verbindung zwischen Eierstock und Tubenrohr fehlt und eine Bursa ovarii beim menschlichen Weibe in der geringsten Ausbildung sich zeigt, ist der Verlust an Eiern bei der Ovulation des Menschen vielleicht der größte in der organischen Welt. Es erklärt sich wohl zum Teil daraus, daß ungeachtet des freien Geschlechtsverkehrs, der an keine Brunstzeit gebunden ist, und trotz einer rund 30-jährigen Funktionszeit, welche höher ist als bei den meisten in dieser Beziehung bekannten Tieren, die Zahl der Schwangerschaften beim menschlichen Weibe eine verhältnismäßig geringe ist, selbst unter Verhältnissen, wo Abwege nicht in Frage kommen. Hierzu kommt allerdings der Untergang zahlreicher Eier in den Ovarien selbst in Betracht.“

So haben wir also vielleicht in dem Fehlen der Bursa bei



Anthropoiden und Menschen einen der Faktoren für die Regulierung der schwachen Vermehrung zu sehen. Sehr zu erwägen scheint mir aber auch die Frage, wie weit der aufrechte Gang des Menschen und die aufrechte Haltung des kletternden Menschenaffen für die Reduktion der Bursa als wirksame Ursache in Betracht kommt. Es scheint mir nicht unmöglich, daß deshalb die Uebereinstimmung im Bau der Geschlechtsorgane bei Cebus und Homo wegen der ähnlichen Körperhaltung größer ist als zwischen Menschen und Pavian. Ich kann mir sehr wohl vorstellen, daß der Druck der Eingeweide im aufrecht getragenen Körper die Ovarien abwärts drückt und dadurch die Tuben streckt, denn die Streckung der Tube ist das mechanische Mittel, um die Ausbildung einer wohlentwickelten Bursa ovarii zu verhindern.

Auch GEGENBAUR (11) und M. WEBER (40) haben betont, daß die Bursa ovarii da auftritt, wo die Tube einen geschlängelten Verlauf nimmt. Es kommt dabei nicht auf die kleinen Krümmungen im einzelnen an, sondern auf die Gesamtrichtung der Tube. Ich habe oben (p. 658), bei Besprechung der Bursa ovarii der Insectivoren, darauf hingewiesen, daß die Bildung einer das Ovarium umkreisenden „Tubenschlinge“ die Voraussetzung einer vollständig geschlossenen Bursa ist. Wir finden daher bei den Viverren, bei denen noch ein gestreckt verlaufendes Stück der Tube zwischen dem Ende des Uterushornes und der Tubenschlinge liegt, diese höchstens halbmondförmig gestaltet und die Bursa sehr klein; wo dagegen die Tube unmittelbar am Ostium uterinum in die Schlinge einbezogen wird, wie bei Hunden, Bären und Mardern, kommen die Fimbrien wieder neben das Ostium uterinum zu liegen, und die Bursa erreicht einen hohen Grad der Vollkommenheit. Wir finden diesen schlingenförmigen Verlauf der Tube um das Ovarium herum auch in der Tat bei allen Formen, die eine vollkommene Bursa ovarii aufweisen, nämlich den Insectivoren, Chiropteren, Rodentien und Carnivoren. Am meisten gestreckt verlaufen die Tuben bei Bradytherien und den besprochenen Primaten, Cebus, Simia und Homo. Das Verhalten der Tubenschlinge speziell bei altweltlichen Affen erweist sich als lehrreich für das Verständnis der Bursabildung: Bei Cercopithecus verläuft die Tube stark geschlängelt und die Bursa ist geräumig. Bei Cynocephalus mormon ist in meinem Präparat die Bursa nur auf der Seite deutlich, wo die Tube stark geschlängelt verläuft. Bei Simia und Homo, wo die Tube gestreckt verläuft, ist die Bursa rudimentär.

Ich möchte hier noch einen weiteren Befund erwähnen. Es ist auffallend, daß gerade bei Tieren mit einem Uterus simplex häufig gestreckte Tuben und dementsprechend Mangel oder geringe Ausbildung der Bursa vorkommen. Ich erinnere an *Dasytus*, *Bradypus* und die erwähnten Affen. Trotzdem glaube ich, daß das Vorhandensein eines Uterus simplex nicht ohne weiteres als Ursache für den geraden Tubenverlauf angesprochen werden darf, denn bei *Cercopithecus* verläuft die Tube trotz des Uterus simplex in starken Schlingungen. Immerhin ist es aber möglich, daß ein Uterus simplex durch die starke Spannung des Lig. latum, besonders während der Gravidität, als begünstigendes Moment für die Streckung der Tube in Frage kommen könnte.

So lehrt uns die Betrachtung der verschiedenen Formen, in denen die Bursa ovarii auftritt, folgendes: Wir finden bei ganz verschiedenen Ordnungen der Säugetiere Ausbildungsstadien der Bursa, die einander entsprechen und die unabhängig voneinander auf dem Wege der Konvergenz auf diese Stufe gelangt sind. In den einzelnen Familien finden wir meist wohl ausgeprägte Typen. Im allgemeinen findet sich die Bursa bei multiparen Tieren in ihrer höchsten Ausbildung, ihr Fehlen bei den uniparen Menschenaffen und Menschen ist wahrscheinlich sekundär erworben, vielleicht unter dem Einfluß der aufrechten Körperhaltung. Die Ausbildung der Bursa steht mit der Bildung einer Tubenschlinge in direktem Zusammenhange.

Die Bildung einer Bursa ovarii ist aber nicht der einzige Weg, den die Natur einschlägt, um das Säugetierei sicher in die Tube zu leiten. Gerade bei den ursprünglichsten Säugern, den Monotremen und Marsupialiern, treffen wir einen anderen Befund an, den auch die Cetaceen aufweisen: Das Ovarium kann von dem weiten Tubenostium vollständig umfaßt werden. Hierbei sind insofern noch zwei Fälle zu unterscheiden, als wieder bei den Monotremen und Cetaceen das weite Tubenostium keine Fimbrien trägt, während der Fimbrienkranz am Infundibulum der Beuteltiere einen sehr hohen Grad der Entwicklung aufweist. Es ist bei den Monotremen derselbe Weg der Eiüberführung eingeschlagen wie bei den Sauropsiden: Der weite Tubentrichter eines Huhnes z. B. umfaßt den Follikel, der sprungreif die Ovarialoberfläche bedeutend überragt, und das Ei muß in ihn hineingelangen. Bei den Monotremen handelt es sich wohl mit Sicherheit um einen primitiven Zustand, und in der Tat wird der Verlauf der Eiaufnahme wohl gerade so sein, wie beim Huhne, zumal bei *Echidna* die

Follikel gleichfalls beerenförmig die Oberfläche des Eierstockes überragen.

Bei den Beuteltieren ist durch die starke Fimbrienentwicklung eine höhere Stufe erreicht. Hier steht die ganze Umgebung des Ovariums in einem Umkreis von mehreren Centimetern unter der Wirkung der Fimbrien. Die höchste Stufe der Ausbildung finde ich bei *Petrogale penicillata*. Beim Wombat scheint die eigentümliche Lage der Ovarien lateral von den stark gefransten Tubenmündungen dadurch ausgeglichen zu werden, daß die Eierstöcke in situ medianwärts nach den Tuben hin umgeklappt sind. Außerdem sorgt die stark entwickelte *Fimbria ovarica* für die Leitung der Eier. In dem Verhalten der Tubenostien der Beutler haben wir im ganzen wohl die Weiterentwicklung eines primitiven Zustandes zu erblicken, der dem bei den Monotremen vorhandenen ungefähr entsprochen haben wird. Von großem Interesse ist es, daß bei *Halmaturus thetidis* neben der starken Entwicklung des Infundibulums und der Fimbrien eine Andeutung von Bursa-bildung auftritt. Wir haben hier also wieder einen Fall von Konvergenz bei Tieren, die in dem ganzen Habitus ihrer Geschlechtsorgane sonst grundverschieden sind. Die Neigung der Natur, das Peritoneum zu einer Schutzfalte für das Ovarium zu verwenden, zeigt sich ja schon bei Fischen. So ist nach HALLER (13) bei *Lepidosteus* kein Infundibulum tubae vorhanden, sondern die Tube ist mit der Ovarialwand verwachsen. Dies kommt dadurch zu stande, daß eine Peritonealfalte sackförmig das Ovarium umwächst und sich mit den Rändern des Infundibulums vereinigt. So sehen wir bei einem Fisch, bei Marsupialiern und bei monodelphen Säugern gewissermaßen den nämlichen Gedanken der Natur wiederholt verwirklicht.

Ganz isoliert in dem Verhalten ihrer Tuben stehen unter den Monodelphen die Denticeten und Mysticeten da. GEGENBAUR (11) ist der Meinung, in dem Fehlen einer Bursa ovarii bei diesen Säugern sei ein primitives Merkmal zu erblicken. Es sind auch in der Tat keine Anhaltspunkte vorhanden, die dafür sprächen, daß die Wale sekundär die Bursa ovarii verloren und dafür das ganz ungewöhnlich weite Infundibulum erworben hätten. Die Tiergruppen, bei denen man am ersten nach Anhaltspunkten zu suchen hätte, also für Mysticeten etwa die Wiederkäuer, haben von denen der Wale völlig abweichende Tuben. Dafür, daß es sich um ein primitives Merkmal handelt, dürfte vielleicht auch der Mangel an Fimbrien sprechen, die durch Schleimhautfalten im

Innern des Infundibulums ersetzt werden. Auch scheint mir der sonst nahe liegende Gedanke nicht plausibel zu sein, daß die Lebensweise die eigenartige Form des Eileiters der Wale beider Ordnungen hätte bedingen können. Um so auffallender muß es sein, daß Denticeten und Mysticeten wenigstens nach allem, was ich in der Literatur finde, den gleichen, von dem aller übrigen Placentalier abweichenden Bau der Tubenmündungen besitzen. So scheint mir GEGENBAURS Ansicht, daß ein primitiver Zustand vorliegt, als die wahrscheinlichste betrachtet werden zu müssen.

Schließlich haben wir noch des gleichfalls isolierten Befundes zu gedenken, den die Ovarien und Tuben des Pferdes darbieten. Zunächst erhebt sich die Frage, ob wir in dem Peritonealüberzug des Pferdeeierstockes ein Homologon zu der Bursa ovarii anderer Säuger zu erblicken habe, wie MAC LEOD (24) dies will. Das ist meines Erachtens deswegen nicht der Fall, weil die Peritonealwand der Bursa ovarii von dem Mesenterium der Tube geliefert wird. Dagegen gehört der seröse Ueberzug des Ovariums beim Pferde dem autochthonen peritonealen Ueberzuge an, den jedes Säugetierovarium besitzt, der aber beim Pferde wegen der Verkleinerung der Keimplatte und ihrer Versenkung in die Tiefe so ungewöhnliche Dimensionen erreicht. Ich sehe daher in der Bildung einer Bursa ovarii bei den übrigen Säugern und in dem post-embryonalen Ueberwachsenwerden der Keimplatte durch das Peritoneum beim Pferde zwei prinzipiell verschiedene Prozesse. Die Mesosalpinx des Pferdes wird auch in keiner Weise mit in den serösen Ueberzug des Eierstockes einbezogen, nur die Fimbriae ovaricae treten, wie bei so vielen anderen Säugetieren, in unmittelbare Berührung mit dem Eierstock. Den meisten Aufschluß über die Entstehung dieser Eigentümlichkeit der Ovarien und Tuben müßten Untersuchungen über Bau und Wachstum der Ovarien bei Tapiren, Nashörnern und wohl auch bei Sirenen geben. Aber leider ist über die Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane dieser Tiere so gut wie nichts bekannt. Ich bin selbst auch außer stande, auf Grund der Untersuchungen eines Geschlechtsapparates eines jungen Tapirs weitere Beiträge zur Lösung dieser Frage zu liefern.

Wenn wir nun noch einmal die verschiedenen Vorrichtungen zur Leitung des Eies in die Tube vergleichend betrachten, so finden wir, daß da, wo besondere Sicherungen angebracht sind, drei verschiedene Wege eingeschlagen sind. Wohl der einfachste ist der der Vergrößerung der eiempfangenden Fläche, also des Infundibulum tubae im Verhältnis zum Ovarium.

Wir finden ihn angewandt bei Monotremen, Marsupialiern und Cetaceen.

Der zweite, am häufigsten eingeschlagene Weg besteht darin, daß ein Teil des Peritoneums der Tube zur gemeinsamen Umhüllung des Infundibulums und des Ovariums verwandt wird. Dadurch entsteht die Bursa ovarii, die offen sein kann (Eierstockszelt M. WEBERS) oder geschlossen (Eierstockskapsel M. WEBERS). Diesen, bei nicht näher verwandten Säugern durch Konvergenz zu gleichen Resultaten führenden Modus finden wir angewandt bei Insectivoren, Chiropteren, Artiodactylen, Rodentien und Carnivoren.

Eine dritte Art der Ueberleitung finden wir, soviel bis jetzt bekannt, nur bei den Pferden. Sie beruht auf der Verkleinerung der ovulierenden Fläche im Verhältnis zur eiempfangenden, zum Infundibulum, dem die Keimfläche gleichzeitig räumlich unmittelbar genähert wird.

Schließlich gibt es Tiere, bei denen das im Anfang dieser Arbeit gegebene Schema ungefähr verwirklicht ist, und bei denen keine der drei genannten Schutzmaßregeln in Kraft tritt. Dahin gehören die Brady- und Manitherien, die platyrrhinen und anthropoiden Affen, sowie der Mensch.

Endlich möchte ich darauf hinweisen, daß wir in der Ausbildung der verschiedenen Teile des Eileitungsapparates eine Korrelation feststellen können. Wir finden nämlich durchweg die Tatsache, daß die Entwicklung des Fimbrienapparates im umgekehrten Verhältnis steht zu der Ausbildung der Bursa ovarica. Ich nenne als extreme Fälle das Verhalten bei den Känguruhs auf der einen und das bei den Mardern auf der anderen Seite. Zwischen diesen beiden Endpunkten läßt sich eine ganze Reihe feststellen. So entspricht bei den Tieren mit einer offenen, fakultativen Bursa die Länge des Einganges in die Eierstockstasche dem Durchmesser des Infundibulum tubae. Bei Tieren mit geschlossener Bursa oder einer solchen mit nur kleinem Spalt, wie z. B. Canis und Ursus, ist der Fimbrienapparat schwach ausgebildet. Interessant sind die Verhältnisse bei den Nagern. Hier haben wir bei zwei außerordentlich fruchtbaren Arten, dem Kaninchen und der Hausmaus, zwei ganz verschiedene Befunde. Beim Kaninchen besteht nur eine flache, unbedeutende Bursa, dagegen ein sehr blutreiches, mit dichten, zahlreichen Fimbrien versehenes Infundibulum, das die ganze Ovarialfläche bedecken kann. Bei der Maus ist durch Bildung einer vollkommenen Bursa die starke Entwicklung des Tuben-trichters überflüssig geworden.

Für die Tiere mit einer offenen, aber wohlentwickelten Bursa gilt wohl ausnahmslos der Satz, daß der Fimbrienapparat immer genügend groß und entsprechend gelagert ist, um den Ausgang aus der Bursa zu bewachen und keine Eier in die Bauchhöhle passieren zu lassen. Damit sind auch gleichzeitig die Grenzen der Ausbildung des Infundibulums in diesem Fall gegeben. Wir sehen also auch hier, daß die Natur sparsam arbeitet, daß nicht alle zu einem gemeinsamen Zweck zusammen arbeitenden Organe gleichzeitig eine unbeschränkte Höhe der Entwicklung erreichen können, sondern daß die exzessive Entwicklung eines Organes immer auf Kosten eines anderen geschieht, damit der zu erfüllende Zweck ohne überflüssigen Aufwand an Material erreicht werden kann.

## 2. Physiologische Betrachtungen.

Es bleibt nun noch zu erörtern, wie wir uns die Wirkungsweise der verschiedenen beschriebenen Anordnungen zur Leitung des Eies in die Tube vorzustellen haben. Einfach ist das in den Fällen, wo der Ovidukt imstande ist, mit seinem Trichter das ganze Ovarium oder doch den größten Teil seiner Oberfläche zu umfassen. Wir sahen, daß das bei Monotremen, Marsupialiern und Cetaceen der Fall ist. Bei Monotremen wird das Funktionieren dieses Mechanismus noch dadurch erleichtert, daß die sprungreifen Follikel die Oberfläche des Ovariums weit überragen und so den gegebenen Angriffspunkt für das weite, muskulöse Tubenostium darbieten. Platzt dann der Follikel, so fällt das große, stark dotterhaltige Ei in die Tube und wird weiter befördert.

Bei den Beuteltieren wird wohl in allen Fällen (vielleicht nicht bei *Phascalomys*, s. o. p. 656) die gesamte ovulierende Fläche des Eierstockes vom Tubentrichter umfaßt werden. Wenigstens wäre es bei manchen Beutlern z. B. bei *Petrogale penicillata* imstande, noch weit größere Körper als das Ovarium zu umschließen, und man findet in der Tat in situ das Ovarium von den Fimbrien der Tube umschlossen. Aber selbst wenn ein Ei nicht direkt in die Tubenmündung fiel, so würde dennoch die außerordentlich weite Ausbreitung der Fimbrien das ihre dazu tun, daß das Ei nicht in der Leibeshöhle verloren ginge. Bei *Petrogale penicillata* sind die Fimbrien bequem imstande, einen Raum von 25 qcm zu bestreichen und das Ovarium ist nur etwa  $1\frac{1}{2}$  cm dick.

Bei den Walen kommt es auch zu einer solchen Vergrößerung der Tube, daß sie das ganze Ovarium umschließen

kann. Man muß auch annehmen, daß sie dies in der Tat tut, da keine Fimbrien vorhanden sind, die mit ihrem Flimmerstrom die Umgegend bestreichen könnten.

Bei Tieren mit einer Bursa ovarii sind die Verhältnisse da am einfachsten zu verstehen, wo das Ovarium vollständig von der Bursa umgeben wird, ohne Kommunikation mit der Bauchhöhle. Hier muß jedes Ei, das aus dem Follikel ausgetreten ist, in die Tube geraten, weil es dem Flimmerepithel der Tube anheimfällt. Hier existieren praktisch *ceteris paribus* solche Verhältnisse für das Ei, wie wir sie bei Tieren antreffen, bei denen die Eier einfach in den Ausführungsgang des Eierstockes hineinfallen, z. B. den Knochenfischen.

Auch da, wo, wie bei den Bären und Hunden, dem Igel und den meisten Fledermäusen, die Bursa ovarii durch einen kleinen Spalt mit der Bauchhöhle in Verbindung steht, liegen praktisch die Dinge nicht viel anders als bei der vorher genannten Kategorie von Säugetieren. Nach VALLISNERIS (36) interessanter Beobachtung wird der Spalt an der Bursa bei der Hündin während der Brunst enger, und außerdem ist ihr Inneres mit Flüssigkeit gefüllt. Da während der Brunst alle Teile des Genitalapparates und auch ganz vorzüglich die Fimbrien des Ostium tubae eine starke arterielle Hyperämie aufweisen, so wird wohl durch die Schwellung der Fimbrien der Spalt verengt werden. Daß bei so vielen Tieren mit sonst ganz geschlossener Bursa diese Spalte offen bleibt, dürfte vielleicht darin seinen Grund haben, daß dadurch ein intensiverer Flüssigkeitsaustausch zwischen dem Periovarialraum und der Bauchhöhle ermöglicht wird. Bei Tieren endlich, die eine fakultative Bursa mit weiter Oeffnung haben, ist immer noch ein Entweichen des Eies in die freie Bauchhöhle nicht wahrscheinlich, weil, wie oben (p. 674) gezeigt, die ganze Breite des Infundibulums den Ausgang aus der Bursa ovarii versperrt. Selbst wenn daher bei einem einigermaßen heftig erfolgenden Follikelsprung eine Menge von Liquor folliculi durch die Fimbrien hindurch in die Bauchhöhle gespritzt werden sollte, so wird ein Körper wie das Ei doch irgendwo hängen bleiben, zumal es vom Flimmerstrom der Tube erfaßt wird. HENSEN (17) berichtet noch über einen Mechanismus, der eine allzu heftige Ausstoßung des Eies verhindern könnte. Bei der Ruptur des Follikels spritzt erst ein Strahl von Flüssigkeit aus, und dann erst tritt das Ei aus, umgeben von den mitlosgelösten Zellen des Cumulus ovigerus. Diesen Modus beobachtete HENSEN bei 2 Kaninchen und 2 Meerschweinchen.

Schwerer zu verstehen ist der Mechanismus der Aufnahme des Eies in die Tube bei Tieren mit kleiner, flacher Bursa ovarii, sowie bei denen ohne Bursa. Es ist daher nicht zu verwundern, daß sich bereits seit langer Zeit die Meinungen verschiedener Forscher gegenüberstehen, die diesen Vorgang erklären wollen, und von denen hier die wichtigsten besprochen werden sollen.

Schon ALBRECHT v. HALLER (12) stellte die Meinung auf, daß eine Art von Erektion des Tubentrichters mit seinen Fimbrien stattfindet, der dadurch an die Oberfläche des Ovariums fest angelegt werden müsse. Dieser Meinung schlossen sich auch JOHANNES MÜLLER (26) und K. E. v. BAER (1) an, der bei Schafen und Schweinen die Tube in Querfalten gelegt an das Ovarium angesogen fand, selbst noch bis 4 Wochen nach der Brunst.

Nach einer anderen Theorie, die ROUGET (32) aufgestellt hat, sind es vor allem glatte Muskelfasern, die im Lig. latum verlaufen, durch deren Verkürzung eine Annäherung der Tubenmündungen an den Eierstock bewirkt würde.

Eigenartig ist die Auffassung PANKS (28), daß „Pseudomembranen“, sein sogenannter Bandapparat, brückenartig Tubenmündungen und Eierstock verbanden und eine gesicherte Ueberleitung des Eies bewerkstelligten. Diese Theorie ist durch KEHRER (20) geprüft worden, der nachwies, daß es sich um ein belangloses Nebenprodukt handle, das er auf eine peritonitische Reizung durch ein Sekret des Tubentrichters zurückführt. Ich bin der Meinung, daß es sich, wie es HAUSMANN (15) für die Stute beschrieben hat, und wie ich es bestätigen kann, um Fibringerinnsel handelt, die dem Liquor geplatzter Follikel entstammen.

KEHRER erörtert weiter in seiner Arbeit die Bedeutung der Bursa ovarii, die er mit Recht sehr hoch bemißt, und bespricht die ROUGETSche Theorie, für die er wohl öfters Anhaltspunkte fand, jedoch nicht mit der zu erwartenden Sicherheit und Regelmäßigkeit. Er sah, daß aktive Bewegungen des Infundibulums zu „einer vollkommenen Bedeckung des Eierstockes, einer Entfaltung des Pavillons über die Ovarialfläche“ führten, daß ferner eine Retraktion des Pavillons vom Gipfel des Ovariums gegen dessen Basis stattfand. KEHRER kommt über diesen Punkt zu dem Resultat:

„Wenn man also auch zugeben will, daß Muskelkräfte den Trichter auszubreiten vermögen, ja selbst durch Verschiebung der Fimbrie erratische Ovula sekundär wieder aufgefangen werden können, so muß man doch festhalten, daß in einer Reihe von



Fällen sich eine für die Zwecke des Auffangens des Eies vorteilhafte Lokomotion des Pavillons nicht demonstrieren läßt“.

KEHRER hält es für wesentlich, daß die reifen Follikel meist am äußeren Pol des Eierstockes platzen, also da, wo die Fimbria ovarica sich anheftet. Der Flimmerbewegung der Fimbrien schreibt er nach experimenteller Prüfung am Kaninchenei nur eine geringe Bedeutung zu. Er nimmt an, daß de facto „das ausgeschleuderte Ei in den meisten Fällen sofort auf die Schleimhaut des Trichters oder in die Peritonealtasche des Tuben-Fimbriengekröses komme, welche beide sich segelartig über den größten Teil der Eierstockfläche ausbreiten“. Daß dieses Facit der KEHRERSCHEN Arbeit bei weitem nicht für alle Fälle befriedigt, haben wir im anatomischen Teil gesehen.

Auch HENSEN (17) hat die Wirkung der von ROUGET (32) beschriebenen Muskeln und die des Flimmerepithels des Infundibulums kritisch untersucht. Er sah zweimal beim Meerschweinchen, wie sich die Fimbrien auf das lebhafteste auf dem Eierstock aktiv bewegten, „gezogen von organischen Muskeln, welche zum Teil im Zwerchfellsband des Ovariums sitzen“. Bei 4 Kaninchen, die „anscheinend zur rechten Zeit untersucht wurden“, vermißte HENSEN diese Bewegungen.

Versuche, die derselbe Autor über die Bedeutung des Flimmerepithels für die Fixierung der Tubenmündungen auf dem Ovarium anstellte, zeigten zwar, daß die Fimbrien, wenn sie von den Eierstöcken entfernt wurden, wieder auf diese hinaufkrochen, „aber nur unvollkommen und unregelmäßig und nicht mit der Energie, welche ich glaubte erwarten zu können“.

So enthalten also offenbar alle diese verschiedenen Theorien und Auffassungen etwas Richtiges, aber trotzdem reicht keine von allen zu einer befriedigenden Erklärung der Aufnahme des Eies in die Tube aus.

Daher haben folgende Worte GEGENBAURS (10) ihre volle Berechtigung: „Für die Ueberleitung des Eies in den Ovidukt ist ebensowohl der Wimperbesatz der Fimbrien, wie auch die Muskulatur des Oviduktes von Bedeutung, obwohl keinem von beiden eine ausschließliche Rolle zugesprochen werden kann, ebensowenig wie dem vaskulösen Turgor des Eileiters, wodurch das Ostium abdominale dem Ovar sich nähert.“

Um so mehr muß sich aber die Frage aufdrängen, was nun noch für unbekannte Faktoren mitspielen. Eine Reihe von Forschern legt wenig Gewicht darauf, daß sich die Tubenmündung

an den Eierstock anlege, sondern hält es sehr wohl für möglich, daß der Tubenrichter durch den Flimmerstrom seiner Fimbrien die die freie Bauchhöhle passierenden Eier aufnehmen könne. HENLE (16) ist der Meinung, die Eingeweide, die rings in der Umgebung des Eierstockes nur schmale Spalten zwischen sich lassen, verhinderten eine Verirrung des Eies bis außerhalb des Gebietes der Fimbria ovarica, der er eine sehr große Rolle für die Direktion des Eies zuschreibt. Ausführlich hat HASSE (14) die verschiedenen Anschauungen über die bei der Wanderung des menschlichen Eies in die Tube wirksamen Faktoren besprochen. Die oben angeführten Theorien von HALLER, ROUGET, HENLE, HENSEN und PANK werden kritisiert, die Auffassung HODGES wird verworfen, wonach das ganze Ovarium von den Fimbrien umfaßt würde.

Nach HASSE legt sich die Tube mit ihrem Mesenterium von hinten an das Ovarium an und bildet so eine temporäre Bursa. Dadurch wird ein seröser kapillarer Raum geschaffen, an dessen äußerem Ende die Tubenmündung mit den Fimbrien liegt. Das Flimmern ihres Epithels könnte einen Flüssigkeitsstrom gegen die Ostien hin erregen.

Ferner versucht HASSE die beim Menschen schon lange bekannte, von LEOPOLD (23) beim Kaninchen experimentell erzeugte Ueberwanderung des Eies in die Tube der entgegengesetzten Seite mit seiner Theorie in Einklang zu bringen. Sie würde dadurch erfolgen, „daß die beiden Eierstockstaschen an der oberen hinteren Gebärmutterwand zusammenstoßen und somit einen einzigen kapillaren Raum bilden, in welchem beide Eierstöcke liegen und in den die Flimmerhaare beider Eileitertrichter tauchen“. Ueberwiegt das Flimmern der anderseitigen Tube, so läuft das Ei hinter dem Uterus hinüber.

Unterbleibt die Bildung einer Eierstockstasche, so kann nach HASSE das Ei in der Bauchhöhle liegen bleiben und dort befruchtet die Abdominalschwangerschaft veranlassen.

Die Möglichkeit der Bildung einer temporären Bursa ovarica läßt sich an der Leiche demonstrieren. Im Leben hält HASSE die Wirkung der Bauchpresse während des Orgasmus sexualis für einen wichtigen Faktor, durch Einwirkung auf die Umgebung des Eileiters und durch Verstärkung des Flimmerstromes während der geschlechtlichen Erregung.

Außerdem hält er die von ROUGET postulierte Wirkung der glatten Muskulatur im Lig. latum für wesentlich. Sie sollen die Tube und deren Mesenterium fester über das Ovarium ziehen und

dadurch einen kapillaren Raum herstellen. Ferner sollen sie Tuben und Ovarien von der seitlichen Beckenwand entfernen und dem Uterus nähern und sie so mehr dem Druck der Eingeweide aussetzen. Auf diese Weise erklärt sich HASSE eine Verlagerung der Ovarien hinter den Uterus und das Zusammenstoßen der beiden kapillaren Räume.

Ich selbst habe keine Beobachtungen an lebenden Tieren anstellen können und kann daher nur, wie die Mehrzahl der angeführten Autoren, Schlüsse auf den physiologischen Verlauf aus dem anatomischen Bilde ziehen. Zunächst scheinen mir die direkten Beobachtungen v. BAERS, KEHRERS und HENSENS jeden Zweifel daran auszuschließen, daß in der Tat eine aktive Beteiligung der Tubenmündung bei der Aufnahme des Eies angenommen werden muß. Dabei werden je nach dem anatomischen Bau die am stärksten ausgebildeten Organe am kräftigsten funktionieren; so wird z. B. beim Kaninchen in erster Linie der Fimbrienapparat aktiv tätig sein, während beim Schwein, oder anderen Tieren mit weiter Bursa, der Flimmerstrom in dem serösen Raum der Kapsel eine bedeutende Wirksamkeit entfalten kann. Für den Verlauf der Eiwanderung wird es wohl auch von großer Bedeutung sein, an welcher Stelle der Eioberfläche der Follikel springt, ferner, ob nur ein Ei in die Tube zu leiten ist, oder deren mehrere. Es ist wohl anzunehmen, daß für jede Species, ja vielleicht für jedes Individuum und bei jeder einzelnen Ovulation wieder verschiedene Bedingungen eintreten, nach denen sich der Verlauf der Eiaufnahme richten würde. Andererseits beweisen aber die Fälle von Ueberwanderung des Eies durch die Bauchhöhle unzweifelhaft, daß ein bereits in die Bauchhöhle gefallenes Ei noch der Wirkung der Fimbrien verfallen und doch noch in eine Tubenmündung geleitet werden kann. Ob dies aber noch als normaler Fall betrachtet werden kann, möchte ich dahingestellt sein lassen. Ich erblicke in diesem Mechanismus mehr eine Einrichtung, die im Notfall in Kraft tritt.

Speziell beim Menschen kann meines Erachtens die „Bursa ovarica“ unmöglich die ganze ovulierende Fläche bedecken. Für die vordere Ovarialfläche dagegen wird sie mit ihrem engen Spaltraum allerdings von großer Bedeutung sein und hineingefallene Eier in den Bereich der Fimbria ovarica bringen. Auf den Rest der Ovarialfläche wird wohl doch das Infundibulum mit seinen Fimbrien eine aktive Wirksamkeit ausüben. Daß Orgasmus sexualis und Follikelsprung in Beziehung stehen sollen, scheint mir für

den Menschen nicht wahrscheinlich, es wäre wohl lediglich ein Zufall, wenn die Ovulation gerade während eines Koitus stattfände.

So kommen wir am Schlusse dieser Untersuchungen zu dem Resultat, daß wir uns zwar in vielen Fällen ein klares Bild von dem physiologischen Verlauf der Wanderung des Eies in die Tube nach geschehenem Follikelsprung machen können, daß wir aber für eine ganze Reihe von Säugetieren, wozu auch der Mensch gehört, zwar eine Anzahl von Faktoren kennen, die bei der Ueberleitung des Eies wirksam sind, daß wir aber von der Art und Weise des Zusammenwirkens dieser Faktoren keine deutliche Vorstellung besitzen. Die Erektilität der Fimbrien, ihre aktive, durch Muskeln bedingte Beweglichkeit, die Flimmerströmungen des Tubenepithels und in manchen Fällen wohl auch die Konfiguration der Umgebung des Eierstockes werden in diesen Fällen alle zusammen einer Verirrung des Eies vorbeugen können.

So sahen wir denn, daß im physiologischen Verlauf der Eiüberleitung wie im anatomischen Bau des dazu dienenden Apparates beträchtliche Verschiedenheiten bestehen, und daß die Schwierigkeiten der physiologischen Auffassung in den Fällen am grössten sind, wo der anatomische Apparat die geringste Ausbildung aufweist.

Zum Schluß möchte ich noch besonders auf die zahlreichen Lücken hinweisen, die wir in diesem Gebiet zu verzeichnen haben, und deren Ausfüllung eine Aufgabe vor allem der experimentell arbeitenden Physiologie sein dürfte.

Breslau, Oktober 1904.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) V. BAER, K. E., Entwicklungsgeschichte der Tiere, Teil II, Königsberg 1837, p. 182.
- 2) BEDDARD, F. E., Mammalia, in: Cambridge Natural History, Vol. X, London 1902.
- 3) VAN BENEDEN, E., Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. L'ovaire du *Vespertilio murinus* et du *Rhinolophus ferrum-equinum*. Arch. de Biol., T. I, 1880, p. 775.
- 4) BORN, L., Ueber die Entwicklung des Eierstockes des Pferdes. Arch. f. Anatomie, 1874, p. 118.
- 5) BRASS, A., Beiträge zur Kenntnis des weiblichen Urogenitalsystemes der Marsupialen. Diss. Leipzig, 1880.
- 6) CARUS u. OTTO, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft 5, Leipzig 1840.
- 7) DOBSON, G. E., A monograph of the Insectivora. Syst. and Anat., I—III, London 1883—90.
- 8) ELLENBERGER u. BAUM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 9. Aufl., Berlin 1900.
- 9) EMMERT u. BURGAETZY, Beobachtungen über einige schwangere Fledermäuse etc. MECKELS Arch. f. Physiol., Bd. IV, 1818, p. 1.
- 10) GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1880, p. 597.
- 11) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, Leipzig 1901.
- 12) V. HALLER, A., Grundriß der Physiologie für Vorlesungen, übersetzt von MECKEL, Berlin 1788, p. 648.
- 13) HALLER, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, II. Lieferung, Jena 1904, p. 872.
- 14) HASSE, C., Die Wanderung des menschlichen Eies. (Separatum in der Bibliothek des zool. Institutes, ohne Titelblatt.)
- 15) HAUSMANN, U. F., Ueber die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies, Hannover 1840.
- 16) HENLE, J., Handbuch der systematischen Anatomie, Braunschweig 1873—75, 2. Aufl., Bd. II, p. 489.
- 17) HENSEN, V., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. I, Leipzig 1876, p. 213.
- 18) — Physiologie der Zeugung, in: HERMANN'S Handb. der Physiologie, Bd. VI, Teil 2, Leipzig 1881, p. 60.
- 19) HUXLEY, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, übersetzt von RATZEL, Breslau 1873, p. 375.
- 20) KEHRER, F. A., Ueber den PANKSCHEN tubo-ovarialen Bandapparat etc. Zeitschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. XX, p. 19.

- 21) KRAUSE, W., Die Anatomie des Kaninchens, Leipzig 1884.
  - 22) LECHE, W., Ueber die Säugetiergattung Galeopithecus. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. XXI, Heft 11, 1886.
  - 23) LEPOLD, G., Experimenteller Nachweis der äußeren Ueberwanderung der Eier. Arch. f. Gynäk., Bd. XV, p. 258.
  - 24) MAC LEOD, J., Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol., 1880, T. I, p. 241.
  - 25) MARSHALL and HURST, A junior course of practical zoology, London 1899.
  - 26) MÜLLER, JOH., Handbuch der Physiologie des Menschen, Koblenz 1840, Bd. II, p. 643.
  - 27) OWEN, R., Anatomy of Vertebrates, Vol. III, London 1868.
  - 28) PANK, J., Ueber organische Verbindungen des Eierstockes mit dem Pavillon durch pseudomembranöse Brücken (zit. nach KEHRER). Petersburg. med. Wochenschr., 1861.
  - 29) v. RAPP, WILH., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten, Tübingen 1852.
  - 30) — Die Cetaceen, Stuttgart 1837.
  - 31) ROBIN, M. H. A., Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. des Sc. nat., Zoologie, Sér. 6, T. XII, 1881.
  - 32) ROUGET, CH., Recherches sur les organes érectiles de la femme. Journ. de la Physiol., Vol. I, 1885, p. 320.
  - 33) SEMON, R., Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II, Monotremen und Marsupialia, Lief. 1, Jena 1894.
  - 34) SOBOTTA, J., Ueber die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anatom., Bd. XLV, 1895, p. 15.
  - 35) THIRY, L., Ueber das Vorkommen eines Flimmerepithelium auf dem Bauchfell des weiblichen Frosches. Gött. Nachr., 1862, p. 171.
  - 36) VALLISNERI, A., Historie von der Erzeugung der Menschen und Tiere. Uebers. von BERGER, Lemgo 1729, Teil II, Kap. 4, p. 278.
  - 37) WALDEYER, W., Das Becken, Bonn 1899, p. 522.
  - 38) WEBER, E. H., Ueber die Einhüllung der Eierstöcke einiger Säugetiere in einem vollkommen geschlossenen, von der Bauchhaut gebildeten Sack etc. MECKELS Arch., 1826, p. 105.
  - 39) WEBER, M., Studien über die Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.
  - 40) — Die Säugetiere, Jena 1904.
  - 41) WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1887.
-

# Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts.

Vortrag, gehalten in der Sitzung der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena am 17. Juni 1904.

Von

**Ernst Haeckel.**

---

Verehrte Anwesende! Als heute vor 14 Tagen in der letzten Versammlung unserer Gesellschaft der Wunsch geäußert wurde, daß ich für heute den Vortrag übernehmen möchte, habe ich zunächst gemeint, ablehnen zu müssen; denn ich hatte erst 2 Wochen früher bei meinem letzten Vortrage erklärt, daß damit (nach zurückgelegtem 70. Lebensjahre) meine aktive Beteiligung an der Gesellschaft beendet sei. Mein Wunsch ist, daß der Tätigkeit der jüngeren Mitglieder mehr Raum gewährt werde.

Wenn ich trotzdem Ihrem Wunsche nachgekommen bin, so ist es geschehen, weil ich der einzige unter den älteren noch lebenden Mitgliedern bin, der während des langen Zeitraums von 43 Jahren an den zahlreichen Sitzungen und Debatten der Gesellschaft den lebhaftesten Anteil genommen hat; während dieses langen Zeitraums bin ich zu vielen ausgezeichneten Biologen unserer Gesellschaft in nahe Beziehungen getreten und habe in freundschaftlichem Zusammenwirken mit ihnen unseren gemeinsamen Zweck zu fördern gesucht. Das helle Licht, das gerade hier von Jena aus während des verflossenen Jahrhunderts auf wichtige Probleme der Botanik und Zoologie, der Anatomie und Physiologie durch viele hervorragende Naturforscher geworfen worden ist, hat auch mir selbst beständig erleuchtend und leitend den Weg meiner Lebensarbeit erhellt. Deshalb habe ich geglaubt, für unseren heutigen festlichen Erinnerungstag kein anderes Thema wählen zu können als eine kurze Uebersicht über das, was auf dem Gebiete der Biologie während des 19. Jahrhunderts hier in Jena geleistet worden ist. Ich muß Sie aber dringend bitten, daß Sie keinen ausgearbeiteten Festvortrag von mir erwarten; denn dazu fehlte mir die Zeit; auch ist das Thema, das ich mir gewählt habe, so weitgreifend, daß man allein viele Stunden verbringen

könnte mit der Aufzählung der einzelnen Leistungen, die im Laufe des 19. Jahrhunderts von unserer Gesellschaft ausgegangen sind. Ich sage: zunächst von unserer Gesellschaft seit 1853; dann aber auch von der älteren Gesellschaft, zu der die bedeutendsten Naturforscher in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gehört haben.

Unter diesen letzteren ragt vor Allen GOETHE hervor; wie Ihnen aus seiner Biographie bekannt sein wird, war es eine Sitzung unserer Gesellschaft, die GOETHE nahe mit SCHILLER zusammenführte, gegen den er bis dahin eine gewisse Abneigung besessen hatte. Als GOETHE und SCHILLER 1774 aus einer Sitzung der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft nach Hause gingen, kamen sie in ein eingehendes Gespräch über die Bedeutung und Anwendung der Naturwissenschaft. Es entspann sich eine lebhafte Debatte über die verschiedene Auffassung der Probleme. GOETHE setzte SCHILLER seine Gedanken über die Metamorphose der Pflanzen auseinander. Nachdem er die Einheit im Aufbau der Pflanzen, unter Zurückführung aller ihrer Organe auf ein Urorgan, das Blatt, anschaulich dargelegt hatte, sprach SCHILLER: „Das ist keine Erfahrung, sondern eine Idee!“, und GOETHE ließ dies Wort gelten.

Wenn wir die Bedeutung, die Aufgabe und Geschichte der Biologie richtig erfassen, so können wir darunter nur (wie es schon lange in England und Frankreich allgemein geschieht) im weitesten Sinne die gesamte Wissenschaft von den Organismen oder den lebendigen Naturkörpern verstehen. Alles, was sich auf die Lebewesen und ihre Leistungen und Formen bezieht, gehört zur Biologie; in diesem Sinne hatte schon am Anfange des 19. Jahrhunderts TREVIRANUS in Bremen ihre Aufgabe erfaßt und sie (— 1802 —) als „Philosophie der lebenden Natur“ in einem großen, 6 Bände umfassenden Werke behandelt. In demselben Sinne schrieb auch damals LORENZ OKEN hier in Jena seine „Naturphilosophie“; er erfaßte die Gesamtnatur als eine große lebendige Einheit, in der Inneres und Aeußeres, Geist und Körper, untrennbar zusammenhängt. Derselbe Gedanke des Monismus erfüllte auch GOETHE, wie Ihnen aus zahlreichen Äußerungen unseres größten Dichters und Naturphilosophen bekannt ist.

Eine allgemeine Uebersicht über die gewaltigen Fortschritte unserer Erkenntnis in dem bedeutungsvollen „Jahrhundert der Naturwissenschaft“ läßt uns in demselben drei Perioden unterscheiden. Die erste reicht vom Anfang des 19. Jahrhunderts bis zum Jahre 1838, in welchem SCHLEIDEN hier die Zellentheorie



begründete. 20 Jahre hindurch beschäftigte diese biologische Elementartheorie die Naturforscher in hervorragendem Maße. Dann kam 1859 die epochemachende Theorie von DARWIN, die uns eine neue und ganz eigenartige Anschauung über Wesen und Entstehung der organischen Lebensformen eröffnete und für alle Zweige ihrer Erforschung so außerordentlich fruchtbar geworden ist.

Vor allem gilt dies von einem Zweige der Biologie, der mich selbst seit einem halben Jahrhundert beschäftigt, von der Morphologie, der Lehre von der äußeren und inneren Gestaltung der organischen Wesen. Die große Frage von ihrer natürlichen Entstehung, die Frage von der „Schöpfung“ der organischen Formen, wurde von DARWIN mit einem glücklichen Griffе gelöst; er zeigte einleuchtend, wie der natürliche Ursprung der unzähligen Tier- und Pflanzenarten nur durch allmähliche Umbildung derselben, durch gemeinsamen Ursprung aus älteren einfachen Stammformen, gelöst werden könne. Aber schon 80 Jahre früher hatte sich derselbe große Gedanke, infolge morphologischer Studien hier in Jena, GOETHE erschlossen. In der „Metamorphose der Pflanze“ hatte er das einfache Blatt als das Uroorgan erkannt, aus dem durch unendlich mannigfaltige Umbildung alle die schönen Formen der Blätter, Blumen und Früchte entstanden seien. In der Metamorphose der Tiere hatte er gefunden, daß alle verschiedenen Formen der Wirbeltiere, von den Fischen bis zum Menschen hinauf, nach einem und demselben Urbilde geformt seien, daß insbesondere ihr charakteristisches Skelett, Wirbelsäule und Schädel, vordere und hintere Gliedmaßen, überall denselben typischen Bau zeigen.

Zu dieser bedeutungsvollen Erkenntnis war GOETHE durch mehrjährige eifrige Studien auf der hiesigen Anatomie gelangt, bei denen ihm besonders der Anatom LODER behülflich war. Vor allen anderen Objekten der vergleichenden Anatomie interessierte ihn der menschliche Schädel und dessen Beziehung zur Wirbelsäule. Gerade dieses Objekt scheint mir heute besonders der Betrachtung wert. Denn gerade dieser Teil der Morphologie ist hier in Jena besonders gepflegt und entwickelt worden. Im ersten Drittel des 19. Jahrhunderts haben hier GOETHE und OKEN ihre „Wirbeltheorie des Schädels“ aufgebaut. Im zweiten Drittel desselben hat der geistreiche Anatom EMIL HUSCHKE (gestorben 1858) hier seine wichtigen Untersuchungen über Entwicklung des Schädels und der Sinnesorgane ausgeführt. In seinem letzten großen Werke über „Schädel, Hirn und Seele“ (1854) hat er den untrennbaren

Zusammenhang und die gegenseitigen Beziehungen dieser wichtigsten Organe dargelegt. Endlich hat im letzten Drittel sein Nachfolger, der große Morphologe CARL GEGENBAUR, hier auf unserer Anatomie 18 Jahre lang gearbeitet und durch Anwendung von DARWINS Lehren auf das Gesamtgebiet der vergleichenden Anatomie dieser Wissenschaft eine ganz neue Gestalt gegeben. Auch für GEGENBAUR, wie für HUSCHKE und OKEN, LODER und GOETHE blieb die vergleichende Knochenlehre der interessanteste Teil der Morphologie, und von dieser wiederum der Schädel. Angehende junge Mediziner betrachten meistens diese „trockene“ Knochenlehre eher als eine langweilige und abschreckende Aufgabe. Und doch lehrt gerade dieser Teil der Anatomie, wie bei richtiger Methode und philosophischer Behandlung das scheinbar trockene empirische Material uns zu den interessantesten philosophischen Erkenntnissen führt.

Fragen wir uns, warum der Schädel so interessant ist, so lautet die Antwort: der Schädel ist die feste Schutzkapsel des Gehirns, des vollkommensten Organs das wir kennen, des Seelenorgans. Denn alle psychischen Tätigkeiten, auch die höchsten, sind abhängig vom Gehirn, gleichviel, ob wir die Seele als seine Funktion oder als seinen Bewohner betrachten. Das hatte GOETHE frühzeitig erkannt; er wußte, daß die Größe, die Form, die Zusammensetzung des Schädels in Wechselbeziehung zu den entsprechenden Verhältnissen des Gehirns stehen, und daß man aus der inneren und äußeren Beschaffenheit des Schädels auf die des Gehirns schließen kann.

Das war die eine Ursache, die unseren größten Dichter jahrelang an das eingehende Studium des Schädels fesselte, die Erkenntnis, daß diese feste Knochenkapsel in den innigsten Wechselbeziehungen zu dem wichtigen, von ihm umschlossenen Gehirn, dem „Geistesorgan“ stehe, und zu den höheren Sinnesorganen, denen seine Höhlungen zum Schutze dienen. Die Korrelation des Geruchsorgans zu der umschließenden Nasenhöhle, des Auges zur Augenhöhle, des Gehörorgans zu dem umhüllenden Felsenbein sind ebenso von bedingendem Einfluß auf die Gestaltung des Schädels, wie die Entwicklung des Gehirns. Das zweite Motiv aber, das für GOETHE das vergleichende Schädelstudium ganz besonders anziehend machte, war die klare Erkenntnis, daß bei allen Wirbeltieren — und insbesondere bei ihrer höchstentwickelten Klasse, den Säugetieren — der Schädel trotz aller Verschiedenheit der Formen im einzelnen sich doch überall aus denselben Knochen

in gleichartiger Verbindung der Teile aufbaut. Ganz besonders wichtig erschien ihm diese Tatsache wegen der Einheit der Säugetierklasse, zu welcher schon LINNÉ (1735) den Menschen naturgemäß gestellt hatte. Schon ein oberflächlicher Blick auf die verschiedenen Schädel der Säugetiere lehrt, daß dieselben außerordentlich verschieden sind an Größe, äußerer Gestalt, innerer Struktur und Bezahnung, so daß der Laie es unbegreiflich finden wird, in all diesen Gebilden dieselben Elemente wiederzufinden. Das zeigt ein Blick auf diese Tafel, auf der Schädel von Menschen, menschenähnlichen Affen und niederen Affen, Schädel von Halbaffen und anderen Säugetieren zusammengestellt sind. Und doch ist der Bauplan, die typische Zusammensetzung des Schädels aus seinen einzelnen Teilen überall dieselbe. Diese denkende Vergleichung der Formen, die Methode der vergleichenden Anatomie beschäftigte GOETHE vor allem lebhaft; er erkannte, daß jene vielen Schädel nur deshalb so verschieden sind, weil dieselben Knochen bei dem einen Tiere größer, bei dem anderen klein sind, bei dem einen mehr, bei dem anderen weniger entwickelt.

Unter den verschiedenen Schädelknochen war es der Zwischenkiefer, der das Interesse von GOETHE ganz besonders in Anspruch nahm; an sich ein unbedeutender Gegenstand, erscheint er doch für unsere Frage besonders wichtig. Es findet sich nämlich bei den Säugetieren zwischen beide Oberkiefer ein Paar kleiner Knochen eingeschaltet, welche die oberen Schneidezähne tragen; sie sind sehr groß bei den Nagetieren und beim Elefanten. Nun hatten die Vorläufer der vergleichenden Anatomie bei ihrer Vergleichung der Säugetierschädel zu finden geglaubt, daß der Mensch das einzige Säugetier sei, das keinen Zwischenkiefer habe. Diese Abweichung wollte GOETHE durchaus nicht in den Sinn, und er hat nicht geruht, bis er durch eine Reihe der sorgfältigsten Untersuchungen endlich einen Menschenschädel fand, an dem noch die Nähte deutlich waren, welche den Zwischenkiefer mit dem Oberkiefer verbanden. GOETHE war über diesen Nachweis sehr erfreut. Allein die maßgebenden anatomischen Autoritäten waren sehr erstaunt über seine Mitteilung und sagten, das sei eine Ausnahme ohne Bedeutung. Sie blieben bei ihrem Dogma, daß der Mensch keinen Zwischenkiefer besitze. Der Streit darüber hat viele Jahre hindurch die Anatomie beschäftigt. Heutzutage ist es sehr leicht, sich von der Richtigkeit der Auffassung GOETHES zu überzeugen. Jetzt wissen wir positiv: Jene Abweichung in den Schädelknochen des Menschen von denen

der anderen Säugetiere ist nur scheinbar; es handelt sich um eine frühzeitige Verwachsung von ursprünglich getrennten Knochen. Aber diese Erscheinung tritt auch bei anderen Säugetieren bisweilen ein, so z. B. beim Walroß. Nachher hat sich gefunden, daß auch in der Entwicklung dieser Teile im Keime alle Säugetiere dem Menschen gleichen. Dadurch war der Streit erledigt, und es war GOETHE'S größte Freude, daß seine vorhergefaßte Ueberzeugung durch die nachfolgende Beobachtung ihre empirische Bestätigung gefunden hatte. Damit war nun auch zugleich seine berühmte Schädeltheorie vervollständigt.

Ueber die Schädeltheorie sei kurz noch folgendes bemerkt: Die Wirbelsäule ist bei allen Wirbeltieren, von den Fischen bis zum Menschen aufwärts, ursprünglich aus einer Anzahl von Wirbeln zusammengesetzt. In dem Kanal, der oberhalb der Wirbelsäule verläuft, ist das Rückenmark eingeschlossen, das sich vorn in das Gehirn fortsetzt. Also, sagte GOETHE, ist auch die Schädelhöhle nur der vorderste Teil des Wirbelkanals. Er hatte sich mit dieser Vorstellung schon länger beschäftigt, bis er zufällig auf dem Judenkirchhof in Venedig einen Schafschädel aufhob, bei dem ihm der erste Blick zeigte, daß diese Theorie richtig sei. Er glaubte, hier 3 getrennte Wirbel unterscheiden zu können. Etwas später nun, ehe er diese Schädeltheorie ausführlich veröffentlicht hatte, trat LORENZ OKEN hier in Jena auf, der geistreiche Naturphilosoph und Zoologe. Auch OKEN hatte sich mit demselben Problem beschäftigt, unabhängig von GOETHE; als er einmal auf einer Wanderung im Harze, am Brocken, den Schädel einer Hirschkuh fand, erkannte er dasselbe, was GOETHE an dem Schafschädel gefunden hatte. Nach dieser älteren „Wirbeltheorie des Schädels“ sollte also der hohle Hirnschädel aus 3 Ringen, die hintereinander liegen, bestehen: Hinterhaupt, Scheitel- und Stirnwirbel; Knochennähte trennen die 3 Abschnitte. Diesen sollten sich noch vorn 3 Gesichtswirbel anschließen. Ueber diese Schädeltheorie entspann sich ein langer Streit; es entstand eine umfangreiche Litteratur. Die einzelnen Deutungen waren falsch; aber der richtige Grundgedanke blieb bis heute in Geltung. Denn die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß das Gehirn nichts anderes ist als der vorderste Teil des Rückenmarkes, und ebenso auch der Schädel der vorderste Teil der Wirbelsäule, deren Knochenkanal das Rückenmark schützend umhüllt.

Die Verdienste, die sich LORENZ OKEN hier in Jena in den ersten drei Dezennien des 19. Jahrhunderts um die Biologie er-

warb, waren sehr vielseitige. Er war ein außerordentlich talentvoller und tätiger Mann, voller anregender Gedanken, mit großen Kenntnissen ausgestattet. Die von ihm gegründete Zeitschrift „Isis“ wurde damals geradezu eine Encyclopädie der Naturwissenschaft. Seine bändereiche große Naturgeschichte wurde sehr verbreitet und trug die Kenntnis der organischen Natur und Interesse für ihre Lebenswunder in weiteste Kreise. OKEN war aber auch Naturphilosoph im engeren Sinne; er suchte die allgemeinen Gesetze der Bildung, die sich aus einzelnen Forschungen ergeben hatten, zusammenzufassen. Diese Naturphilosophie geriet später in den schlechtesten Ruf, weil viele an und für sich richtige Grundgedanken übertrieben und durch eine Menge von phantastischen Vorstellungen entstellt wurden. Es ist aber ungerecht, sie deshalb überhaupt ganz zu verwerfen. Denn das Beste, was die Biologie in der Erkenntnis allgemeiner Beziehungen und Gesetze geleistet hat, sind philosophische Taten, Produkte des Denkens, nicht der gedankenlosen Beobachtung.

Als fleißiger Beobachter war OKEN hier zugleich auf einem anderen Gebiete tätig, nämlich auf dem der Entwicklungsgeschichte. Allerdings hatten wir schon 1759 durch CASPAR FRIEDRICH WOLFF die Grundzüge der Vorgänge kennen gelernt, welche bei der Entwicklung des Hühnchens aus dem Ei in Frage kommen; allein alles, was damals von ihm entdeckt wurde, blieb ein halbes Jahrhundert hindurch unbekannt, weil die ersten Autoritäten seine Darlegungen verwarfen. Es herrschte damals die Ansicht, daß der Tierkörper im Ei schon eingewickelt und vorgebildet sei, und nichts weiter zu tun habe, als sich auszuwickeln und zu wachsen. OKEN hatte nun selbständig die Entwicklung des Hühnchens und insbesondere seines Darmkanals untersucht und gefunden, daß es sich anders verhielt, als man allgemein annahm. Er fand weiter, daß auch der Tierkörper sich aus nichts weiter zusammensetzt, als aus lauter mikroskopischen kleinen Bläschen; diese nannte er „Infusorien“ und behauptete, daß der ganze Körper der Menschen und höheren Tiere wie auch der Pflanzen ein Aggregat solcher Infusorien sei; die Substanz derselben nannte er Urschleim. Damit war bereits der Grundgedanke der späteren Zellentheorie vorweggenommen und der fruchtbaren Vorstellung, daß das Wichtigste an der Zelle der „Zellenschleim“, das Protoplasma sei.

Wir wollen uns aber nicht länger hierbei aufhalten, sondern nun einen Blick auf die zweite Periode der Biologie in Jena

werfen, in der der Name SCHLEIDEN als Bahnbrecher glänzt. Da in der Festrede, die morgen bei der Enthüllung von SCHLEIDENS Denkmal gehalten werden wird, seine hohen Verdienste gebührende Anerkennung finden werden, so beschränke ich mich hier auf Hervorhebung der wichtigsten Punkte. Vor allem ist bekanntlich MATTHIAS SCHLEIDEN berühmt als Begründer der Zellentheorie und als derjenige Lehrer, der ihr die weiteste Verbreitung verschafft hat. Seiner Anregung hat man es zu danken, daß THEODOR SCHWANN diese von ihm 1838 für das Pflanzenreich begründete Lehre schon im folgenden Jahre auch auf das Tierreich ausdehnte. Erst durch den Ausbau der Zellentheorie von SCHLEIDEN und SCHWANN wurde uns das wahre Wesen der Organisation der Tier- und Pflanzenkörper verständlich; sie entwickelte sich bald zum wichtigsten Fundamente der modernen Biologie. Auf diesem festen Grunde ruht die ganze Reform der Medizin durch die Cellular-Pathologie von RUDOLF VIRCHOW, die Cellular-Physiologie von MAX VERWORN, meine Cellular-Psychologie u. s. w.

Die fruchtbare Reform der Botanik, die SCHLEIDEN hier in Jena während der Jahre 1838—1863 durchführte, beruht aber nicht allein auf seiner grundlegenden Zellentheorie, sondern auch darauf, daß er in der Pflanzenkunde das größte Gewicht auf die bis dahin sehr vernachlässigte Entwicklungsgeschichte legte und mit großer Schärfe alle allgemeinen Fragen vom Standpunkte der kritischen Philosophie erfaßte. In seinen bahnbrechenden „Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik“ (1842) behandelte er dieselbe als „induktive Wissenschaft“, wies sie auf hohe allgemeine Ziele hin und befreite sie durch scharfe Kritik von einem Wüste veralteter und widersprechender Dogmen.

In weitesten Kreisen weckte SCHLEIDEN das Interesse für Botanik und für Biologie überhaupt durch sein berühmtes populäres Werk: „Die Pflanze und ihr Leben“ (1848). Hier muß vor allem ich selbst dankbar der persönlichen Anregung gedenken, die ich von diesem Buche empfangen habe: das Gymnasium in Merseburg, das ich besuchte, war rein humanistisch; Physik und Naturkunde überhaupt wurden ganz zurückgesetzt. Die lebhafteste Neigung, die mich frühzeitig für Botanik erfaßte, verdanke ich einem trefflichen Elementarlehrer, CARL GUDE. Er unterwies mich schon frühzeitig (als achtjährigen Knaben) im Sammeln und Bestimmen der Pflanzen und veranlaßte dann meine Eltern, mir zu Weihnachten (1848) das neue Buch von SCHLEIDEN: „Die Pflanze und ihr Leben“ zu schenken — später die „Ansichten

der Natur“ von ALEXANDER v. HUMBOLDT. Diese beiden Werke blieben meine Lieblingsbücher auf dem Gymnasium; später kam dazu als drittes die „Reise um die Erde“ von CHARLES DARWIN. Ich laß sie mit Begeisterung immer und immer wieder, nicht ahnend, daß später DARWIN'S Werke meiner ganzen Lebensarbeit ihre Richtung geben sollten.

Während SCHLEIDEN in den Jahren 1840—1860 in Jena die Entwicklungsgeschichte für die Pflanzenkunde zu fruchtbarer Geltung brachte, geschah gleichzeitig hier dasselbe für die Tierkunde durch den ausgezeichneten Anatomen EMIL HUSCHKE. Er entdeckte den Ursprung des Gehörorgans der Wirbeltiere und erkannte die hohe Bedeutung, welche die Kiemenspalten und Kiemebogen ihrer Embryonen besitzen — als gewichtige Beweise für die innige morphologische Verwandtschaft aller Wirbeltiere, von den niedersten Fischen bis zum Affen und Menschen hinauf. Er vertrat mit Nachdruck — und im Sinne von GOETHE — den wichtigen Gedanken von der einheitlichen Organisation aller Vertebraten; in seinem großen Werk über „Schädel, Hirn und Seele“ begründete er diesen monistischen Gedanken noch besonders, indem er die untrennbare Einheit von Gehirn und Seele betonte.

Neben SCHLEIDEN und HUSCHKE, und zum Teil in enger Verbindung mit ihnen, war hier um die Mitte des 19. Jahrhunderts ein jüngerer Zoologe eifrig tätig, OSKAR SCHMIDT, ein Schüler des großen JOHANNES MÜLLER in Berlin. Nach dessen Vorlesungen verfaßte er sein kleines, sehr anregendes „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie“, das viele Auflagen erlebte und neuerdings von ARNOLD LANG in sehr erweiterter und ganz umgearbeiteter Form herausgegeben worden ist. OSKAR SCHMIDT (später in Graz und Straßburg) war gleich den vorher genannten Biologen von den naturphilosophischen Ideen GOETHE'S durchdrungen, von der Einheit der organischen Natur und der gesetzmäßigen Entwicklung ihrer unzähligen Formen; auch er gründete seine morphologischen Erkenntnisse auf GOETHE'S Spruch:

„Alle Gestalten sind ähnlich, doch keine gleicht der andern;

Und so deutet der Chor auf ein geheimes Gesetz.“

Alle diese älteren geistreichen Naturforscher von Jena lebten hier in den bescheidensten, teilweise dürftigsten Verhältnissen, arbeiteten mit den einfachsten Mitteln und hielten sich dafür die Augen offen für den großen Geist des Naturganzen, den „Genius loci“ von Jena, der sich auf den malerischen Höhen und den blumenreichen Bergen unseres Saaltals so mächtig offenbart.

Wenden wir nun unseren Blick auf den letzten und interessantesten Abschnitt unserer Biologie, auf ihre Entwicklung seit dem Jahre 1859! Auch äußerlich betrachtet, ist schon das Jahr 1858 eines der wichtigsten in der ganzen Geschichte der Biologie. Im Jahre 1858, wo DARWIN einen kurzen Auszug aus seinem großen Buche publiziert hatte, starb in Berlin JOHANNES MÜLLER, der gewaltige Genius, dessen Schüler fast alle späteren hervorragenden Biologen des 19. Jahrhunderts geblieben sind. Wie kein anderer hatte JOHANNES MÜLLER es verstanden, die verschiedensten Aufgaben der biologischen Forschung zu bearbeiten. Er war, wie E. DUBOIS-REYMOND in seiner Gedächtnisrede auf ihn sagte, „der Alexander der Große der Biologie“, der alle Provinzen dieses ungeheuren Reiches in seiner Hand noch einmal vereinigte. Nach seinem Tode fielen sie auseinander; nicht weniger als vier ordentliche Lehrstühle wurden daraus gegründet, nämlich für menschliche Anatomie, pathologische Anatomie, Physiologie und vergleichende Anatomie nebst Entwicklungsgeschichte. Dasselbe geschah hier in Jena: EMIL HUSCHKE starb 1858, wenige Monate nach MÜLLER. Auch hier ergab sich die Notwendigkeit, das große Gebiet zu teilen. Die ordentliche Professur der menschlichen und vergleichenden Anatomie übernahm (im Herbst 1858) an HUSCHKES Stelle CARL GEGENBAUR, der drei Jahre zuvor als Nachfolger von OSKAR SCHMIDT für Zoologie hierher berufen war. Der Lehrstuhl der pathologischen Anatomie wurde unserem verehrten Senior, Professor WILHELM MÜLLER übertragen, der ihn noch heute ehrenvoll vertritt. Für Physiologie aber wurde Ende 1859 als erster selbständiger Vertreter ein hoffnungsvoller junger Student, ALBERT v. BEZOLD, berufen, ein befreundeter Studiengenosse von mir aus Würzburg. Dieses Wagnis, das damals dem ausgezeichneten Kurator unserer Universität, MORITZ SEEBECK, viele Bedenken entgegenbrachte, wurde durch die vorzüglichen Leistungen des jungen BEZOLD glänzend gerechtfertigt; er wurde wenige Jahre später nach Würzburg berufen, wo er leider bald starb.

Als ich selbst Ostern 1861 mich hier auf Anregung von GEGENBAUR für vergleichende Anatomie habilitierte, fand ich in ihm und in BEZOLD bereits zwei liebe Bekannte aus Würzburg vor; bald gesellte sich dazu als dritter CARL GERHARDT, der 10 Jahre lang hier die medizinische Klinik leitete, ehe er dem Rufe nach Berlin folgte. Zwischen uns vier Biologen der Würzburger Schule entspann sich bald der innigste persönliche und wissenschaftliche Verkehr, besonders seitdem wir 1864 zusammen die „Jenaische



Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft“ gründeten, das Organ unserer Gesellschaft, von dessen lebendiger Tätigkeit jetzt bereits 38 Bände Zeugnis ablegen.

Die fruchtbarste Tätigkeit auf dem Gebiete der Biologie entfaltete hier 18 Jahre hindurch CARL GEGENBAUR (1826 in Würzburg geboren, 1903 in Heidelberg gestorben). Er hatte seine medizinischen Studien in Würzburg unter KÖLLIKER, LEYDIG und VIRCHOW gemacht, war dann aber in hervorragender Weise durch JOHANNES MÜLLER in Berlin (den Lehrer der ersteren) beeinflußt worden. Indem er dessen Methode der vergleichenden Anatomie sich aneignete, indem er die sorgfältigste empirische Beobachtung der einzelnen morphologischen Erscheinungen mit der umfassendsten philosophischen Beurteilung ihrer allgemeinen Beziehungen verknüpfte, gelangte er zur Vollendung jener großen morphologischen Werke, die den berühmten Schöpfungen J. MÜLLERS ebenbürtig waren. Sein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie bezeichnet den Beginn einer neuen Epoche in diesem höchst entwickelten Zweige der Biologie; denn es ist darin zum ersten Male die neue, durch DARWIN reformierte Descendenztheorie auf das ganze Gebiet der Morphologie angewandt, die Entstehung der unzähligen ungleichen und doch ähnlichen Tierformen durch ihre gemeinsame Abstammung von einfachen Stammformen erklärt.

Unter den weitschauenden Naturforschern, die sofort nach dem Erscheinen von DARWINS Hauptwerke „Ueber den Ursprung der Arten“ (1859) dessen reformatorische Bedeutung erkannten und demgemäß ihre Forschungsziele einrichteten, steht GEGENBAUR obenan. Denn in den ersten Jahren konnten nur wenige sich mit diesen Ideen befreunden, die alle bisherigen Grundanschauungen der Biologie, vor allem die „Konstanz der Species“, auf den Kopf zu stellen schienen. Als ich im Frühjahr 1860 von einer 15-monatlichen Forschungsreise nach Sicilien zurückkehrte und für ein Jahr meinen Aufenthalt in Berlin nahm, stieß ich dort fast allenthalben auf die stärkste Opposition gegen DARWINS Werk, das gleich nach der ersten Lektüre den tiefsten Eindruck auf mich gemacht hatte. Die berühmten Koryphäen der Biologie (mit einziger Ausnahme des trefflichen Botanikers ALEXANDER BRAUN) waren alle darin einig, daß der Darwinismus nur die Phantasterei eines verschrobenen Engländers sei, und daß man diesen „Humbug“ bald vergessen werde. GEGENBAUR hatte von Anfang an eine andere Ansicht; ich weiß, welche Erleichterung es mir brachte, bei meinem ersten Besuche in Jena durch ihn zum ersten Male von anderer

Seite als richtig erklärt zu hören, was ich selbst mir durch die Lektüre des Buches erworben hatte: die Ueberzeugung, daß das große Rätsel vom Ursprung der verschiedenen Arten nicht nur in den Vordergrund getreten, sondern wirklich durch DARWIN gelöst worden sei. Daß schon 50 Jahre vorher LAMARCK fast dasselbe in Paris gelehrt hatte, war ja vergessen worden; wir kannten seine „Philosophie zoologique“ (1809) damals noch nicht.

Die geistreiche Anwendung, die GEGENBAUR von der Descendenztheorie von LAMARCK und DARWIN auf das ganze Gebiet der vergleichenden Anatomie machte, gab dieser philosophischen Naturwissenschaft eine ganz neue Gestalt. Wie er selbst richtig hervorhebt, geben beide Zweige der Biologie durch ihre kausale Verknüpfung sich gegenseitig „Klarheit und Sicherheit“. Er unternahm nun die ebenso wichtige als schwierige Aufgabe, an dem Skelettbau der Wirbeltiere diese Auffassung im einzelnen zu begründen; und hier war es wieder die berühmte Schädeltheorie, die die Prüfung zuerst zu bestehen hatte. GEGENBAUR wies nach, daß der größte Teil der Knochen, welche den Schädel der höheren Wirbeltiere zusammensetzen, ursprünglich Hautknochen sind, die sich auf der einfachen Knorpelkapsel des Urschädels von außen aufgelagert haben. Diese „Deckknochen des Schädels“, die den niederen und älteren Gruppen der Fische noch fehlen, können nicht, wie die ältere Schädeltheorie wollte, auf einzelne Wirbel bezogen werden; es sind ursprünglich Placoidschuppen, wie sie in der Haut der Selachier (Haifische und Rochen) sich noch heute finden. Trotzdem, sagte GEGENBAUR, bleibt der Grundgedanke richtig, daß der Schädel ursprünglich aus mehreren Wirbelabschnitten zusammengesetzt ist. Er beweist dies durch das Verhalten der Gehirnnerven, die aus den Öffnungen des Schädels heraustreten, und ferner durch die Beziehungen des Schädels zu den Kiemenbögen. Alle Schädeltiere, von den ältesten Fischen aufwärts bis zum Menschen, besitzen ursprünglich an den Seiten des Halses 5 Paar Spalten; sie sind beim Embryo in früher Jugend noch überall nachzuweisen, verschwinden aber später. Die knorpeligen oder knöchernen Bogen zwischen diesen Schlundspalten trugen ursprünglich Kiemen, verwandeln sich aber später in andere Teile. Aus den Beziehungen dieser segmentalen Bogen und der Gehirnnerven zu dem knorpeligen Urschädel wurde dessen ursprüngliche Gliederung oder Metamerie erschlossen.

Ebenso wie in diesem klassischen Werk über das „Kopfskelett der Wirbeltiere“, bekundete GEGENBAUR auch in einem anderen

großen Werke, über die Entstehung des Gliedmaßenskelettes, seine außerordentliche Begabung für gesunde Naturphilosophie. Denn die Fülle von wichtigen und merkwürdigen anatomischen Tatsachen, die darin mit umfassendem Blicke zusammengestellt und gesichtet sind, erhalten ihre wahre Bedeutung erst durch ihre kritische Verknüpfung und phylogenetische Beurteilung; dabei muß vielfach die schöpferische Phantasie die zahlreichen Lücken der empirischen Beobachtung ergänzen.

Die äußeren Verhältnisse, unter denen diese und andere biologische Werke ersten Ranges an unserer kleinen Universität ausgeführt wurden, waren überaus bescheiden. Keine andere deutsche Universität kann sich rühmen, mit so dürftigen Hilfsmitteln so Vieles und Großes geleistet zu haben. Indessen hatte gerade die materielle Beschränkung des empirischen Beobachtungsmaterials auch ihre Vorzüge, indem sie den forschenden Geist zu philosophischen Reflexionen anregte. Auch GEGENBAUR hat seine berühmten Untersuchungen mit den bescheidensten Hilfsmitteln ausgeführt. Er hatte keine Neigung, die umfangreichen Sammlungen größerer Universitäten zu benutzen, wo diese Materialien in reichem Maße zur Verfügung standen. Für die klassischen Untersuchungen über das Skelett der Haifische begnügte er sich mit den wenigen Exemplaren, die er hier in Jena vorfand und die ich ihm aus Messina mitgebracht hatte. Auch jetzt noch mag für uns in Jena als wertvoll gelten, daß wir den Mangel an äußeren Hilfsmitteln oft als einen Vorzug vor dem Ueberfluß auffassen müssen. Indessen wir müssen unserer Regierung doch sehr dankbar sein, daß sie diese meine persönliche Anschauung nicht ganz teilt, sondern jetzt nach Kräften bestrebt ist, die nötigen Arbeitsmittel in ausreichendem Maße zu beschaffen.

Vergleichen wir die Methode und den Geist der grundlegenden Werke von GEGENBAUR mit denjenigen seiner Vorgänger, EMIL HUSCHKE und OSKAR SCHMIDT, früher SCHLEIDEN, GOETHE und OKEN, so sehen wir übereinstimmend in ihnen das philosophische Bestreben vorherrschen, den ganzen Reichtum der empirisch beobachteten Erscheinungen unter große allgemeine Gesichtspunkte zu bringen, durch kritische Vergleichung und Erkenntnis der Entwicklung zu einheitlichen Gesetzen zu gelangen. Daß gerade für diese freiere naturphilosophische Forschung der Boden von Jena so fruchtbar sich erwies, verdanken wir zum großen Teile dem eigentümlichen Genius loci unserer Stadt, dem beständigen innigen Verkehr mit unserer schönen Thüringer Waldnatur; auf

den malerischen Höhen ihrer Berge wohnt der Geist der Freiheit und in den blumenreichen Wäldern ihrer Täler lebt jene reinste Gottesverehrung, die nach GOETHES Wort „aus dem Wechselgespräch mit der Natur in unserem Busen entspringt“. Wir verdanken aber auch die freie Entfaltung unserer Geistesschwingen den liberalen Grundsätzen der durchlauchtigsten Erhalter unserer Universität, der Fürsten und Regierungen der vier Ernestinischen Sachsenlande, der Wiege der Reformation. Unter ihrem Schirm und Schutze gedeiht bei uns freie Wissenschaft und freie Lehre.

Inbesondere sind wir warmen Dank unserem vor wenigen Jahren verstorbenen Rector Magnificus, dem Großherzog CARL ALEXANDER von Weimar, schuldig. Eingedenk der hohen Traditionen seines Hauses, die mit der höchsten Blütenperiode deutschen Geistes in Weimar verknüpft sind, hat er während der 50 Jahre seiner segensreichen Regierung stets die voraussetzungslose Forschung und die freie Lehrtätigkeit unserer Universität geschützt; auch die Fortschritte der Biologie in Jena hat er im Laufe eines halben Jahrhunderts stets mit warmem Interesse verfolgt. Diese unschätzbare Geistesfreiheit von Jena sollte das deutsche Volk gerade in den schweren Kämpfen der Gegenwart hochhalten, wo die Unterrichts-Ministerien der beiden größten und einflußreichsten deutschen Staaten, Preußen und Bayern, unter der Herrschaft des ultramontanen Klerus stehen und die Aufklärung möglichst zurückzudrängen suchen. Wenn jetzt in Berlin und München die papistische Gegenreformation immer mächtiger wird, und wenn dieser finstere Geist mit Recht in der modernen Biologie seinen gefährlichsten Feind erblickt, so möge um so mehr unser teures Jena eine feste Wartburg der Vernunft und eine sichere Zufluchtsstätte der Wahrheit bleiben.

Die berühmten vorher genannten Naturforscher, die im Laufe des 19. Jahrhunderts so Vieles und so Großes für die Biologie in Jena getan haben, sind bereits alle von uns geschieden. Sie haben aber eine ansehnliche Zahl von ausgezeichneten Schülern herangebildet, die noch gegenwärtig, über alle Teile der Welt zerstreut, die Samenkörner ihrer Lehren ausstreuen und die hohen Traditionen unserer kleinen Universität lebendig erhalten. Ich verzichte darauf, jetzt die Namen dieser angesehenen, hier gebildeten und teilweise hier noch wirkenden Biologen zu nennen; ich schließe mit dem Wunsche, daß auch ihre Schüler dem Geiste ihrer Lehrer treu bleiben; möge Jena auch im 20. Jahrhundert anderen Universitäten als Leuchte freier Forschung und freier Lehre vorangehen.

# Aus der Geschichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaften zu Jena.

Von

Johannes Walther.

Am 14. Juli 1793 wurde zu Jena eine Naturforschende Gesellschaft gegründet, wahrscheinlich auf Anregung des Botanikers Professor Dr. BATSCH, der als Vorsitzender in seiner Eröffnungsrede<sup>1)</sup> als Ziel der Sozietät „die planmäßige Erweiterung und Ergänzung der Naturwissenschaft und die Erforschung der Heimat“ bezeichnete. Die Arbeiten in den verschiedensten theoretischen und praktischen Zweigen der Naturwissenschaft wurden an die aktiven Mitglieder je nach ihren Neigungen und Kenntnissen verteilt. Bei den monatlichen Versammlungen, die meist Sonntag Nachmittags um 2 Uhr in der Wohnung des Präsidenten stattfanden, berichtete dieser über die Ergebnisse der Arbeiten und Sammlungen der Mitglieder.

Nach einer dieser Sitzungen<sup>2)</sup> im Sommer 1794 war es, daß GOETHE und SCHILLER zufällig zusammen herausgingen. Sie sprachen über den eben gehörten Vortrag, und Schiller bemerkte, wie eine so zerstückelte Art, die Natur zu behandeln, den Laien, der sich gern darauf einließe, keineswegs anmuten könne. „Ich erwiderte darauf“, erzählt GOETHE, „daß sie dem Eingeweihten selbst vielleicht unheimlich bleibe und daß es doch wohl noch eine andere Weise geben könne, die Natur nicht gesondert und einzeln vorzunehmen, sondern sie wirkend und lebendig, aus dem Ganzen in die Teile strebend, darzustellen. . . . Wir gelangten zu seinem Hause, das Gespräch lockte mich hinein, da trug ich die Metamorphose der Pflanzen lebhaft vor und ließ, mit manchen charakteristischen Federstrichen, eine symbolische Pflanze vor seinen Augen entstehen.“ Damit begann der Freundschaftsbund zwischen den beiden Dichtern.

---

1) Nachricht von der Gründung einer naturforschenden Gesellschaft zu Jena am 14. July 1793 nebst den dabey gehaltenen Reden, den Statuten der Gesellschaft und dem Verzeichnisse ihrer Mitglieder.

2) BIELSCHOWSKY, GOETHE, Bd. II, p. 113.

Nach den auf der Universitätsbibliothek vorhandenen Akten betrug die Zahl der Mitglieder:

	aktive Mitglieder	korrespondierende Mitglieder	Ehren- mitglieder
1793	47	23	54
1794	71	46	81
1795	75	59	100
1796	85	76	111
1797	65	81	114
1798	65	88	124
1799	62	86	106
1800	71	107	117
1802	81	130	130

Dann fehlen die Nachrichten.

Unter den Ehrenmitgliedern finden wir schon im Jahre 1793 die Namen: BÜTTNER, GOETHE, GÖTTLING, HERDER, HUFELAND, JUSSIEU, LODER, PALLAS, REINHOLD, SCHILLER, SOLDANI, STARKE, SUCCOW, VOIGT, v. VELTHEIM. Dazu kommen 1794 BERTUCH, A. v. HUMBOLDT, v. TREBRA, 1795 J. G. FICHTE, A. RETZIUS, 1795 BLUMENBACH, HEIM, 1800 LENZ, SCHELLING u. a.

Eine kurze Selbstbiographie und Silhouette mancher aktiven Mitglieder finden sich in einem besonderen Album, die Dankschreiben vieler Mitglieder in einem Aktenband der Universitätsbibliothek.

Unter diesen ist ein Brief F. SCHILLERS vielleicht gegenwärtig von besonderem Interesse, den ich mit gütiger Erlaubnis des Herrn Bibliothekdirektors Dr. BRANDIS<sup>1)</sup> hier folgen lasse:

Mein hochgeschätzter Freund,

Empfangen Sie meinen verbindlichen Dank für Ihr gütiges Andenken, und für die Uebersendung der die Naturforschende Gesellschaft betreffenden Schrift, mit welcher H. Prof. NIETHAMMER mich sehr angenehm überrascht hat. Der Fortgang eines so vielversprechenden und in jedem Betrachte nützlichen Instituts, der mich auch schon als bloßen allgemeinen Bürger der gelahrten Welt und als den aufrichtigen Freund jedes auf Wahrheit abzielenden Unternehmens interessiert haben würde, erregt meine Theilnahme um so mehr, da Sie mir die Ehre erwiesen haben, mich als einen Theilnehmer deßelben betrachten zu dürfen, wofür ich der ganzen achtungswürdigen Societaet noch einmal meine lebhafteste Danksagung wiederhohle.

---

1) Ich bin Herrn Direktor Dr. BRANDIS und Herrn Oberbibliothekar Dr. ESCHKE für ihre freundliche Hilfe bei der Nachforschung nach den Akten zu besonderem Dank verpflichtet. Der Brief ist bisher noch nicht veröffentlicht, wohl aber erwähnt in SCHÜDDEKOPF, Freundesgaben für C. A. H. BURKHARDT. Weimar, Böhlau Nachf., 1900, p. 114.

Da ich zu Beförderung Ihres gesellschaftlichen Zweckes un- mittelbar nichts beytragen kann, indem meine kränklichen Umstände mich vielmehr nöthigen, den Kreis meiner Wirksamkeit zu verengern als daß sie mir erlaubten, ihn zu erweitern, so verstaten Sie mir wenigstens, daß ich mittelbar dazu beytragen darf, und Ihnen einige Männer empfehle, die auf die Ehre, Mitglieder Ihrer Societät zu seyn, einen begründeten Anspruch haben. Der eine davon ist Herr D. GMELIN aus Heilbronn und der andere D. VON HOVEN, Hofmedikus und erster Physikus in Ludwigsburg.

Der erste wird Ihnen schon längst durch seine Schriften über den thierischen Magnetism bekannt seyn, und so eine vortheilhafte Meinung ich schon von diesem Mann mit hierher brachte, so sehr fand ich sie durch seine persönliche Bekanntschaft bestätigt, die ihn nicht nur als einen gründlichen Gelehrten und als einen ge- sunden Kopf sondern auch als einen der achtungswürdigsten Männer darstellt. H. Hofmedikus VON HOVEN ist durch ein Werk über die intermittierenden Fieber rühmlich bekannt, und das Publikum darf sich von ihm noch sehr viel vortreffliches versprechen, da er mit großem Scharfsinn und Forschungsgeist zugleich die Gabe eines lichtvollen und angenehmen Vortrags verbindet. Von diesen beiden Männern bin ich überzeugt, daß sie sich durch Aufnahme in die Nf. Gesellschaft sehr geschmeichelt finden werden.

Haben Sie vielleicht etwas in hiesiger Gegend zu besorgen, so beehren Sie mich mit einem Auftrag, und mit Vergnügen werde ich die Gelegenheit ergreifen, Ihnen zu zeigen, daß ich mit unveränder- licher Freundschaft und vorzüglicher Achtung bin

Ihr

Ludwigsburg den 2. Febr.  
1794

ganz ergebener  
F. Schiller.

Das Sammeln naturwissenschaftlicher Gegenstände gehörte zu den wichtigsten Aufgaben der Mitglieder; wir finden im Jahres- bericht von 1794 folgenden Bestand angeben:

Zoologisches Kabinett	2500 Stück
Botanisches	3000 "
Mineralien-	1500 "
Kabinett für Materia Medica	700 "
Physikalisches Kabinett	Apparate
Chemisches	300 Präparate
Bibliothek	370 Bände
Laboratorium	Apparate

Da die gedruckten Jahresberichte der Gesellschaft nur bis zum Jahre 1802 reichen, und ihr Gründer und Vorsitzender BATSCHE am 29. September 1802 in seinem 40. Jahre starb, so darf man wohl vermuten, daß nach seinem Hinscheiden die Gesellschaft, die recht eigentlich sein Werk war, langsam endete. Die im Jahre 1796 durch LENZ gegründete Societät für die gesamte Minera- logie, welcher GOETHE, und durch diesen der weimarische Hof, sein

besonderes Interesse entgegenbrachte, dürfte dann für die nächsten Jahre die Rolle der Naturforschenden Gesellschaft im geistigen Leben der Universität übernommen haben. Der inzwischen eingetretenen Gliederung des Forschungsgebietes entsprechend nannte sie sich seit dem Jahre 1831 „Gesellschaft für Mineralogie, Geologie und Petrefaktenkunde“, aber der 1832 erfolgte Tod ihres Gründers LENZ und ihres großen Förderers GOETHE wurde verhängnisvoll für ihre weiteren Schicksale.

Neue Zweige der Naturwissenschaft hatten inzwischen an der Universität ausgezeichnete Vertreter gefunden, eine ganze Anzahl bedeutender Kliniker waren nach Jena berufen, und ein persönlicher Zusammenschluß dieser jungen Kräfte zu gemeinsamer Arbeit erschien wünschenswert. So wurde am 17. Januar 1853 von den Herren DOMRICH, FÜHRER, MARTIN, RIED, SCHLEIDEN, E. E. SCHMID, O. SCHMIDT, SCHÖMANN und SIEBERT die Medizinisch-Naturwissenschaftliche Gesellschaft gegründet. Anfangs fanden ihre Sitzungen, zu denen durch Rundschreiben eingeladen wurde, in einem Zimmer des Hotels zum Bären statt. Im Jahre 1864 siedelte die Gesellschaft nach den Räumen des Literarischen Museums über, und die Sitzungen wurden öffentlich abgehalten. Seit 1884 tagte die Gesellschaft im Hörsaal des Physikalischen, seit 1900 in dem des Chemischen Institutes.

Seit ihrer Gründung hat die Gesellschaft nach Ausweis der Akten und der lange Jahre sorgfältig von H. SCHAEFFER geführten Listen etwa 800 Sitzungen abgehalten, in denen durch einen oder mehrere Vorträge neuere Forschungsergebnisse der Mitglieder dargestellt oder über besonders wichtige Arbeiten anderer berichtet wurde.

Dazu kommen noch die etwa seit 1880 eingerichteten Sitzungen der Sektion für Heilkunde, in denen klinische Beobachtungen mitgeteilt und besonders interessante Fälle demonstriert wurden.

Durch den weiten Kreis ihres Arbeitsgebietes hat die Gesellschaft sich immer neue Freunde und Mitglieder erworben, deren Zunahme aus folgender Zusammenstellung erhellt:

	1. Vorsitzender	2. Vorsitzender	Mitgliederzahl
1853	SIEBERT	SCHÖMANN	9
1854	SCHLEIDEN	„	10
1855	SCHLEIDEN	„	12
1856	RIED	„	16
1857	MARTIN	„	18
1858	GEGENBAUR	„	14
1859	LEUBUSCHER	„	19
1860	SCHÄFFER	„	24
1861	GEGENBAUR	„	19



	1. Vorsitzender	2. Vorsitzender	Mitgliederzahl
1862	SCHLEIDEN	SCHÖMANN	17
1863	RIED	"	18
1864	GEGENBAUR	"	23
1865	GERHARD	SCHÄFFER	22
1866	CZERMAK u. REICHARDT	"	23

Das Protokollbuch für die Jahre 1867—1882 ist verloren gegangen, doch berichtet W. PREYER in den Sitzungsberichten von 1878, daß die Herren REICHARDT, HAECKEL, GEUTHER, W. MÜLLER, E. STRASBURGER, FRANKENHÄUSER, ABBE, B. SCHULTZE, G. SCHWALBE und E. E. SCHMID in diesem Zeitraum den Vorsitz führten.

Im Jahre 1878 war W. PREYER Vorsitzender, die Zahl der ordentlichen Mitglieder betrug 36; dann folgen nach Ausweis der neuen Akten:

	1. Vorsitzender	2. Vorsitzender	Mitgliederzahl
1883	DETMER	—	45
1884	BARDELEBEN	—	53
1885	THOMAE	—	64
1886	P. FÜRBRINGER u. KÜSTNER	—	—
1887	STAHL	W. MÜLLER	—
1888	KUHNT	"	—
1889	LANG	"	—
1890	M. FÜRBRINGER	"	—
1891	KALKOWSKY	"	—
1892	BINSWANGER	"	85
1893	WALTHER	"	100
1894	GÄRTNER	HAECKEL	96
1895	REGEL	"	90
1896	LEUBUSCHER	"	86
1897	KÜKENTHAL	"	84
1898	SKUTSCH	"	93
1899	SCHOTT	"	93
1900	ZIEHEN	WALTHER	96
1901	GÄNGE	"	97
1902	BIEDERMANN	"	104
1903	AUERBACH	"	100
1904	RIEDEL	"	102

Korrespondierende Mitglieder kennt die Gesellschaft nicht; als Ehrenmitglieder gehörten ihr bis heute folgende Herren an:

Jahr der Ernennung		Jahr der Ernennung	
KARL SCHIMPER †	1855	M. J. SCHLEIDEN †	1878
D. G. KIESER †	1857	CH. DARWIN †	1878
RADLKOEFER †	1858	FRANZ V. RIED †	1892
LOUIS SORET †	1864	OTTOMAR DOMRICH	1892
A. v. BEZOLD †	1866	ERNST HAECKEL	1894
C. GEGENBAUR †	1873	B. S. SCHULTZE	1897
THOMAS HUXLEY †	1878	GUSTAV FISCHER	1902

Am 30. Oktober 1863 wurde eine Kommission, bestehend aus den Herren GERHARDT, GEGENBAUR, GEUTHER, zur Herausgabe einer Zeitschrift gewählt, die bald darauf im Verlage von W. Engelmann in Leipzig unter dem Titel:

**Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft** erschien. Diese bildet ein wertvolles Tauschobjekt mit einer immer größer werdenden Zahl von Akademieschriften, sowie medizinischen und Naturwissenschaftlichen Fachschriften (jetzt über 180), welche statutengemäß der Universitätsbibliothek überwiesen werden. Seit 1874 erschien die Zeitschrift im Verlag von Mauke (H. Duft), seit 1878 im Verlag von G. Fischer in Jena (bis Bd. XXXVII). In den Jahren 1877—1887 gab die Gesellschaft auch gedruckte Sitzungsberichte heraus; seit 1893 wird ein gedruckter kurzer Jahresbericht der Zeitschrift zugefügt. Herausgeber der Zeitschrift waren:

1863 bis 1873	GEGENBAUR	bis 1893	W. MÜLLER
„ 1877	HAECKEL	„ 1900	FÜRBRINGER
„ 1881	SCHWALBE	„ 1901	WALTHER
„ 1883	FROMMANN	von 1901	MAURER
„ 1885	V. BARDELEBEN		

Seit dem Jahre 1879 veröffentlicht die Gesellschaft außerdem die Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, von denen 8 tafelreiche Bände erschienen sind.

Für diese Veröffentlichungen hat die Gesellschaft aus eigenen Mitteln und den jährlichen Zuschüssen der G. H. Regierungen bisher ausgegeben:

für die Zeitschrift	Bd. I—VI	ungefähr	6 000 M.
„ „ „	„ VII—XXXVI		31 500 „
„ „ Denkschriften	„ I—VIII		10 004 „
Dazu kommen: aus der Ritter-Stiftung			7 500 „
von Herrn Verleger G. Fischer			3 050 „
aus der Carl Zeiß-Stiftung			4 000 „
			<hr/>
			in Summa 62 054 M.

Der Buchhändlerpreis der für die Vermehrung der Universitätsbibliothek von der Gesellschaft in den Tauschverkehr gegebenen Bände beträgt 135 000 M. Man kann daraus leicht ermessen, in welcher nachdrucksvoller Weise die Medizinisch-Naturwissenschaftliche Gesellschaft auch auf diesem Wege das wissenschaftliche Leben und Arbeiten an unserer Hochschule im Laufe ihres 50-jährigen Bestehens gefördert hat.

**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
**zu Jena**

für das Jahr 1904 erstattet von

**Bernhard Riedel,**  
z. Z. I. Vorsitzender.

---

**I. Sitzungen.**

Im Jahre 1904 fanden 11 Gesamtsitzungen mit 12 Vorträgen, außerdem 5 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 13 Vorträgen und 8 Demonstrationen statt.

**A. Gesamtsitzungen.**

**1. Sitzung am 15. Januar.**

Herr NOLL: Neuere Untersuchungen über die Sekretionsvorgänge im Verdauungskanaile.

**2. Sitzung am 29. Januar.**

Herr STROHMEYER: Wege und Ziele der Erbllichkeitsforschung, wie der Neuro- und Psychopathologie.

**3. Sitzung am 12. Februar.**

Herr RIEDEL: Ueber die Geschwüre des Magens und des Zwölffingerdarmes.

**4. Sitzung am 6. Mai.**

Herr ZIEGLER: Die Wurmkrankheit der Bergleute.

## 5. Sitzung am 3. Juni.

Herr VONGERICHTEN: Ueber die Salpeterfrage und die chemische Industrie.

## 6. Sitzung am 17. Juni.

Festsitzung zu Ehren der SCHLEIDEN-Feier.

Herr HAECKEL: Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts.

„ WALTHER: Aus der Geschichte der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaften in Jena.

## 7. Sitzung am 1. Juli.

Herr MAURER: Die Differenzierung des Systems der Rumpfmuskulatur bei Wirbeltieren.

## 8. Sitzung am 4. November.

Herr TÜRCK: NIETZSCHES Krankheit und Antisophie. I. Teil.

## 9. Sitzung am 18. November.

Herr TÜRCK: NIETZSCHES Krankheit und Antisophie. II. Teil.

## 10. Sitzung am 2. Dezember.

Herr SCHOTT: Ueber eine neue Ultraviolett-Lampe.

## 11. Sitzung am 16. Dezember.

Herr LUBOSCH: Morphologisches und Biologisches über das Geruchsorgan des Neunauges.

## B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. HERTEL.)

## 1. Sitzung am 21. Januar.

Herr KÖHLER: Ueber eine neue Behandlungsmethode der Dysenterie.

## 2. Sitzung am 18. Februar.

1) Herr KRÖNIG: Zur Chirurgie des Urethers.

2) „ STINTZING: Ueber THOMSENSCHE Krankheit mit Demonstration.

3) „ GROHÉ: Ueber multiple Exostosen und Enchondrome mit Demonstration.

## 3. Sitzung am 23. Juni.

1) Herr RÖPKE: Demonstration.

2) „ PANSOW: Behandlung der postoperativen Darmparalysen mit Physostigmin.

3) „ MATTHES: Ueber die Herkunft der autolytischen Fermente.

## 4. Sitzung am 7. Juli.

- 1) Herr SCHULTZE: Demonstration.
- 2) „ QUENSTEDT: Ueber Lupusbehandlung.
- 3) „ RAUSCHER: Ueber die Färbung des Ureterstrahles als diagnostisches Mittel bei Erkrankungen der Harnorgane.

## 5. Sitzung am 10. November.

- 1) Herr MATTHES: Fall von Kleinhirntumor mit Demonstration.
- 2) „ STINTZING: 1) Ueber Lichen ruber acuminatus mit Demonstration.
- „ „ 2) Ueber Keloid, mit Demonstration.
- 3) „ WAGENMANN: 1) Ueber rezidivierende Hornhauterosionen.
- „ „ 2) Ueber Eisensplitterverletzungen und Siderosis bulbi mit Demonstrationen.

## II. Bibliothekarischer Bericht.

Im Tauschverkehr der Gesellschaft ist keine wesentliche Aenderung eingetreten. Alle Eingänge wurden den Satzungen gemäß der Universitätsbibliothek überwiesen. Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Von den folgenden Gesellschaften und Schriftleitungen hat die Gesellschaft im Jahre 1904 im Schriftentausch oder als Geschenk Veröffentlichungen erhalten:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Deutsches Reich.		
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) „	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) „	Köngl. Preuß. Ministerium der geistlichen . . . Angelegenheiten	Conwenz, Die Gefährdung der Naturdenkmäler u. Vorschläge zu ihrer Erhaltung.
4) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
5) „	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
6) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
7) Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8) „	„ „ „	Berichte.
9) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11) „	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12) „	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Natur- wissenschaften.

Ort	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
13) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14) "	" "	Verhandlungen.
15) Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichun- gen.
16) Jena	Dr. FISCHER	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Systematik etc.
17) "	" "	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Ontogenie etc.
18) Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichun- gen.
19) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
20) Leipzig	W. ENGELMANN	Morphologisches Jahrbuch.
21) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
22) "	" "	Sitzungsberichte.
23) "	" "	Festreden.
24) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
25) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
26) "	" " "	Verhandlungen.

## Oesterreich-Ungarn.

27) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
28) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
29) "	" " "	Katalog Litera- tury Naukowej Polskiej.
30) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
31) "	" "	Jahresberichte.
32) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
33) "	" "	Sitzungsberichte.
34) "	" "	Anzeiger.
35) "	" "	Mitteilungen der Erdbeben-Kom- mission.
36) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
37) "	" "	Verhandlungen.
38) "	" "	Abhandlungen.
39) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Schweiz.		
40) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
41) "	" " "	Verhandlungen.
42) "	" " "	Compte Rendu.
43) "	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
44) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
45) "	" " "	Mémoires.
46) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
Italien.		
47) Bologna	Accademia delle Scienze del- l'Istituto di Bologna	Memorie.
48) "	" " "	Rendiconti.
49) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
50) "	" " "	Bullettino.
51) "	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
52) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
53) "	" " " "	Memorie.
54) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
55) "	" " "	Rendiconti.
56) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
57) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
58) "	" " " "	2) Processi verbali.
59) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
60) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
61) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
62) "	" " "	Atti.
63) "	" " "	Osservazioni me- teorologiche.
Frankreich.		
64) Bordeaux	Société d'Océanographie du Golfe de Gascogne	SAUERWEIN, L'o- céanographie.
65) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
66) "	" " "	Mémoires.
67) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
68) "	Faculté des Sciences	Annales.
69) "	Redaktion	Annales de l'Insti- tut Colonial.
70) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
71) "	" " "	Bulletins.
72) "	Redaktion	L'Année Biologi- que.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
73) Paris	Société de Biologie	Comptes Rendus.
74) „	Société zoologique de France	Mémoires.
75) „	„ „ „	Bulletin.
76) „	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.

## Belgien.

77) Antwerpen	Algemeen paedologisch Gezelschap	Paedologisch Jaarboek.
78) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts. Classe des sciences	Bulletins. Mémoires.
79) „	„ „	Mém. couronnés (8 <sup>o</sup> ).
80) „	„ „	Mém. cour. (4 <sup>o</sup> )
81) „	„ „	Annuaire.
82) „	„ „	Annales.
83) „	Société entomologique	La Cellule.
84) Löwen	Redaktion	Archives de Biologie.
85) Lüttich	„	

## Holland.

86) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
87) „	„ „	Verslagen.
88) „	„ „	Jaarboek.
89) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
90) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
91) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
92) „	„ „	Aanwinsten v. de Bibliotheek.
93) „	Redaktion	Botanisches Centralblatt.

## Großbritannien.

94) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
95) „	„ „	Proceedings.
96) Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.
97) „	„ „	Scientific Proceedings.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
98) Dublin	R. Dublin Society	Scientific Trans- actions.
99) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
100) "	" "	Proceedings.
101) "	R. Physical Society	Proceedings.
102) London	Linnean Society	Transactions.
103) "	" "	Journal.
104) "	" "	Proceedings.
105) "	R. Microscopical Society	Journal.
106) "	Royal Society	Philosoph. Trans- actions.
107) "	" "	Proceedings.
108) "	" "	Year Book.
109) "	" "	Reports to the Ma- laria Committee.
110) "	" "	Reports to the Evolution Com- mittee.
111) "	Zoölogical Society	Transactions.
112) "	" "	Proceedings.
113) "	" "	List of Fellows.
114) "	Redaktion	Annals and Maga- zine of Natural History.
115) Oxford	"	Quarterly Journal of Microscopi- cal Science.
Dänemark.		
116) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
117) "	" " "	Oversigt.
Norwegen.		
118) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlingar.
119) "	" " "	Norsk Magazin.
Schweden.		
120) Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medi- cinskt Arkiv.
121) "	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
122) "	" " "	Förhandlingar.
123) "	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
124) "	" "	Bihang.
125) "	" "	Öfversigt.
126) "	" "	Lefnadstecknin- gar.
127) "	" "	BERZELIUS, Rese- anteckningar.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
128) Upsala	Kongl. Vetenskaps-societet	Nova Acta.
129) "	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
130) "	"	Läkare Förenings Förhandlingar.
Rußland.		
131) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
132) "	" " "	Ofversigt.
133) "	" " "	Bidrag till Kän- nedom of Finn- lands Natur och Folk.
134) "	" " "	Observations mé- téorolog.
135) Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
136) "	" " " "	Nouveaux Mé- moires.
137) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
138) "	" "	Bulletin.
139) "	" "	Bibliothèque géo- log. de la Russie.
140) "	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
141) "	" " "	Catalogue des liv- res publiés.
142) "	Institut Impér. de Médecine ex- périmentale	Archives.
Rumänien.		
143) Jassy	Société des Médecins et des Na- turalistes	Bulletin.
Afrika.		
144) Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.
Nordamerika.		
I. Canada.		
145) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
146) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
147) "	" "	WHITE, Diction- ary of altitudes in the Domini- um of Canada.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
II. Vereinigte Staaten.		
148) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
149) "	" " " " Bio- logical Laboratory	Memoirs.
150) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
151) "	" " " "	Proceedings.
152) "	" " " "	Occasional Pa- pers.
153) Brooklyn	Museum of the Brooklyn Insti- tute of Arts and Sciences	Memoirs of na- tural sciences.
154) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
155) "	" " " "	Annual Report.
156) "	" " " "	Bulletins.
157) "	Redaktion	The American Naturalist.
158) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
159) "	" " "	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
160) Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, phar- macy and ma- teria medica.
161) Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
162) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
163) "	Academy of Science	Transactions.
164) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
165) "	Redaktion	The Americ. Jour- nal of Science.
166) Philadelphia	"	Journal of Compa- rative Medicine.
167) "	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
168) Tufts College (Mass.)		Studies.
169) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
170) "	" " "	Special Bulletins.
171) "	" " "	Proceedings.
172) "	Smithsonian Institution	Report.
173) "	U. S. Geological Survey	Bulletins.
174) "	" " "	Annual Reports.
175) "	" " "	Monographs.
176) "	" " "	Mineral Re- sources.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Südamerika.		
I. Chile.		
177) Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
II. Argentinien.		
178) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
III. Brasilien.		
179) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
180) Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.
Australien.		
181) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
182) "	" " " "	Transactions.
183) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
184) "	" " " " " "	Abstracts of Proceedings.
185) "	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
186) "	Australasian Association	Report.
Japan.		
187) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
188) "	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
189) "	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1903:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXVII oder N. F. Bd. XXX Heft 3 u. 4 und Bd. XXXVIII oder N. F. Bd. XXXI Heft 1 u. 2.

2) Denkschriften: SEMON, Forschungsreisen, Lieferung 21 oder Denkschriften, Bd. V, Lieferung 6, und Denkschriften Bd. X, Vogt, Neurobiologische Arbeiten, II. Serie, Bd. I, Lieferung 1.

### III. Kassenbericht

erstattet vom zweiten Vorsitzenden J. WALTHER.

Die Einnahmen betragen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	628 M. 95 Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	48 " — "
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 " — "
	<hr/> 2476 M. 95 Pfg.

Die Ausgaben betrugen:

Verwaltungskosten	298 M. 84 Pfg.
Druckkosten für die Zeitschriften	2995 „ 5 „
	<hr/> 3283 M. 89 Pfg.
Vermögen { Barvorrat	311 M. 55 Pfg.
{ Sparkassebuch	787 „ 35 „
{ An Zinsen pro 1904	68 „ 18 „
	<hr/> 1167 M. 8 Pfg.

Der Kassenbericht wurde von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden.

#### IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1904:

BERNHARD RIEDEL, I. Vorsitzender,  
JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL BRANDIS, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ADOLF WINKELMANN, ERNST STAHL.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für das Jahr 1905 in der Schlußsitzung am 11. Dezember fiel auf

Herrn LINCK.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes und die Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Im Jahre 1904 verlor die Gesellschaft durch den Tod ihr Mitglied BERTHOLD GROHÉ, 5 weitere Mitglieder traten aus. Dagegen wurden neu aufgenommen die Herren:

Dr. BRANDIS,	Dr. MANGOLD,
Dr. FIEBIG,	Dr. SCHÄFER,
Prof. Dr. FRANZ,	Dr. SCHRÖDER,
Prof. Dr. KÖNIG,	Dr. WARDÄ.

Die Gesamtzahl der Ehrenmitglieder und ordentlichen Mitglieder beträgt am Jahresschluß 106.

#### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER. († 1862)	1857
RADLKOEFER †	1858
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892
CARL GEGENBAUR († 1903)	1873

## I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
2) ERNST HAECKEL, Jena	1894
3) BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE, Jena	1897
4) GUSTAV FISCHER, Jena	1902

## II. Ordentliche Mitglieder.

	Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. ERNST ABBE †	Jena 1863
2) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	" 1899
3) Prof. Dr. GÜNTHER ANTON	" 1902
4) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	" 1889
5) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	" 1873
6) Dr. HANS BERGER, Privatdozent	" 1898
7) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Geh. Hofrat	" 1888
8) Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	" 1900
9) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Geh. Med.-Rat	" 1882
10) Dr. med. FRITZ BOCKELMANN, Sanitätsrat	Rudolstadt 1875
11) VICTOR BÖRNGEN, Senatspräsident	Jena 1900
12) Dr. GEORG VON DEM BORNE	" 1903
13) Dr. K. BRANDIS Bibliotheksdirektor,	" 1904
14) K. BRAUCKMANN, Institutsdirektor	Wenigenjena 1900
15) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena 1892
16) Dr. SIEGFRIED CZAPSKI, Fabrikleiter	" 1885
17) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	" 1885
18) Prof. Dr. WILHELM DETMER, Hofrat	" 1875
19) Prof. Dr. CARL DOVE	" 1899
20) Prof. Dr. WILHELM EDLER	" 1901
21) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Uni- versitäts-Kurator	" 1887
22) Prof. Dr. HEINRICH EGGELING, Prosektor	" 1902
23) Dr. med. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	" 1891
24) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	" 1888
25) Dr. med. FIEBIG, Stabsarzt	" 1904
26) Prof. Dr. PAUL FRAISSE	" 1899
27) Prof. Dr. KARL FRANZ	" 1904
28) HEINRICH FRIESE, Privatgelehrter	" 1900
29) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	" 1874
30) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	" 1875
31) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	" 1886
32) Dr. ERNST GIESE, Privatdozent	" 1893
33) Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	" 1889
34) Dr. KARL GRAF, prakt. Arzt	" 1898
35) Dr. JULIUS GROBER, Privatdozent	" 1899
36) Dr. HEINRICH GROSS, Privatdozent	" 1902

	Jahr der Aufnahme	
37) Prof. Dr. AUGUST GUTZMER	Jena	1899
38) Prof. Dr. ERNST HERTEL	"	1898
39) Dr. HERSCHKOWITSCH	"	1901
40) Prof. Dr. HEINRICH IMMENDORFF	"	1901
41) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
42) Prof. Dr. HEINRICH KIONKA	"	1901
43) Prof. Dr. OTTO KNOPF	"	1889
44) Prof. Dr. LUDWIG KNORR, Geh. Hofrat	"	1889
45) Prof. Dr. KÖNIG, Geh. Med.-Rat	"	1904
46) RUDOLF KOCH, Kommerzienrat	"	1893
47) Dr. phil. KÖHLER	"	1900
48) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
49) Prof. Dr. ALBERT LEITZMANN	"	1901
50) Prof. Dr. GOTTLÖB LINCK, Geh. Hofrat	"	1894
51) Dr. FELIX LOMMEL, Privatdozent	"	1902
52) Dr. WILHELM LUBOSCH, Privatdozent	"	1902
53) Dr. med. MANGOLD	"	1904
54) Dr. med. MARBURG	"	1902
55) C. MATTHES, Stadtrat, Rentier	"	1896
56) Prof. Dr. HERMANN MATTHES	"	1900
57) Prof. Dr. MAX MATTHES	"	1891
58) Prof. Dr. FRIEDRICH MAURER	"	1901
59) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Hofrat	"	1865
60) Dr. ALFRED NOLL, Privatdozent	"	1901
61) Dr. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	"	1897
62) Prof. ERNST PFEIFFER, Institutsdirektor	"	1887
63) ERNST PILTZ, Realschullehrer	"	1893
64) Dr. KARL PULFRICH	"	1891
65) Prof. Dr. PAUL RABE	"	1899
66) Prof. RUDOLF RAU	"	1902
67) Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	"	1889
68) Dr. PAUL RIEDEL	"	1893
69) Prof. Dr. EDUARD ROSENTHAL	"	1897
70) Dr. LEO SACHSE, Gymnasiallehrer a. D.	"	1876
71) Dr. med. SCHÄFER, Direktor der Psych. Klinik	Roda	1904
72) Prof. Dr. EMIL SCHMIDT	Jena	1901
73) Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	"	1882
74) Dr. RICHARD SCHRÖDER, Verlagsbuchhändler	"	1904
75) PAUL SCHULTZE, Rat	"	1879
76) Dr. LEONHARD SCHULTZE, Privatdozent	"	1899
77) Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	"	1898
78) Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	"	1864
79) Dr. med. LUCAS SIEBERT, Med.-Rat	"	1881
80) Dr. SIEDENTOFF	"	1900
81) Dr. MAXIM SPROCKHOFF	"	1903
82) Prof. Dr. ERNST STAHL	"	1881
83) Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Geh. Med.-Rat	"	1890

		Jahr der Aufnahme	
84)	Dr. HEINRICH STÖY, Institutsdirektor	Jena	1877
85)	Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	"	1894
86)	Dr. med. STROHMAYER	"	1902
87)	Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	"	1879
88)	THEODOR TOTZKE, Lehrer em.	"	1903
89)	Dr. phil. H. TÜRCK, Privatgelehrter	"	1900
90)	AUGUST VOGT, Landkammerrat	"	1897
91)	Prof. Dr. EDUARD VONGERICHTEN	"	1902
92)	Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN, Geh. Med.-Rat	"	1892
93)	Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	"	1886
94)	Dr. KARL WALTHER	"	1903
95)	Dr. med. WARDA, Nervenarzt	Blankenburg	1904
96)	Dr. med. WEINERT, prakt. Arzt	Jena	1897
97)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	"	1886
98)	Dr. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	"	1887
99)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	"	1892
100)	Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	"	1898
101)	Dr. phil. ZSCHIMMER	"	1900
102)	Dr. RICHARD ZSIGMONDY, Privatgelehrter	"	1897



# Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen,

mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes

auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer  
im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**

in Frankfurt a. M.

in Rovigno.

Bisher erschien:

## Band I.

Inhalt: 1) **F. Römer** u. **F. Schaudinn**, Einleitung, Plan des Werkes und Reisebericht. Mit 2 Karten und 12 Abbildungen im Text. 2) **F. E. Schulze**, Die Hexactinelliden. Mit 4 Tafeln. 3) **J. Thiele**, *Proneomenia thulensis* nov. spec. Mit 1 Tafel. 4) **O. v. Linstow**, Die Nematoden. Mit 2 Tafeln. 5) **H. Ludwig**, Arktische und subarktische Holothurien. 6) **W. Kükenthal**, Die Wale. Mit 12 Abbildungen im Text. 7) **C. Schaeffer**, Die arktischen und subarktischen Collembola. 8) **J. A. Grieg**, Die Ophiuriden der Arktis. Mit 5 Textfiguren. 9) **W. Weltner**, Die Cirripeden der Arktis. Mit 1 Tafel und 1 Textfigur. 10) **F. Doflein**, Die Dekapodenkrebse der arktischen Meere. Mit 1 Kartenskizze im Text. 11) **H. Lohmann**, Die Appendicularien. Mit 5 Textfiguren. 12) **W. May**, Die arktische, subarktische und subantarktische Alcyonaceenfauna. Mit 5 Textfiguren. 13) **C. Zimmer**, Die arktischen Cumaceen. Mit 9 Textfiguren. 14) **H. Ludwig**, Arktische Seesterne. 15) **O. Bidenkap**, Die Bryozoen. I. Teil: Die Bryozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land. Mit 2 Tafeln. — Der Preis des ersten Bandes beträgt: 58 Mark.

## Band II.

Inhalt: 1) **H. Ude**, Die arktischen Enchyträiden und Lumbriciden, sowie die geographische Verbreitung dieser Familien. Mit 2 Tafeln. 2) **K. Möbius**, Arktische und subarktische Pantopoden. Mit 1 Karte. 3) **E. Ehrenbaum**, Die Fische. 4) **F. Römer**, Die Siphonophoren. 5) **F. Schaudinn**, Die Tartigraden. 6) **A. Pagenstecher**, Die arktische Lepidopterenfauna. 7) **H. Kiaer**, Die arktischen Tenthrediniden. Mit 1 Karte. 8) **H. Friese**, Die arktischen Hymenopteren, mit Ausschluss der Tenthrediniden. Mit 1 Tafel und 1 Karte. 9) **Al. Brázek**, Arktische Copepoden. Mit 3 Tafeln und 13 Textfiguren. 10) **G. Breddin**, Die Hemipteren und Siphunculaten des arktischen Gebietes. — Der Preis des zweiten Bandes beträgt: 60 Mark.

## Band III.

Inhalt: 1) **F. Zschokke**, Die arktischen Cestoden. Mit 2 Tafeln und 3 Textfiguren. 2) **Carl Graf Attems**, Myriopoden. 3) **Otto Bürger**, Die Nematoden. Mit 1 Tafel. 4) **Fritz Römer**, Die Ctenophoren. 5) **Robert Hartmeyer**, Die Ascidien der Arktis. Mit 11 Tafeln u. 52 Textfiguren. 6) **Carl Zimmer**, Die arktischen Schizopoden. Mit 172 Textfiguren. 7) **F. Richters**, Arktische Tardigraden. Mit 2 Tafeln. 8) **H. H. Gran**, Die Diatomeen der arktischen Meere. Mit 1 Tafel u. 6 Textfiguren. Der Preis des dritten Bandes beträgt: 76 Mark.

**Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition** auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

*Bisher erschienen:*

**Bd. I.**

**Dr. Gerhard Schott**, Ozeanographie und maritime Meteorologie. Im Auftrage des Reichs-Marineamts bearbeitet. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Profilen, Maschinenzeichnungen u. s. w.). 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

**Bd. III.**

**Prof. Dr. Ernst Vanhöffen**, Die aeraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII. Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

**Dr. phil. L. S. Schultze**, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis: 5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

**Dr. phil. Paul Schacht**, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 13,— M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst Erörterung der Terriocolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze. Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

**Joh. Thiele**, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis: 3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

**K. Möbius**, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

**Günther Enderlein**, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 17 M., Vorzugspreis: 15 M.

**Bd. IV.**

**Prof. Fr. E. Schulze**, Hexactinellidae. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis: 120 Mark.

**Bd. V, Lief. I.**

**Johannes Wagner**, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

**Bd. VI.**

**Franz Doflein**, *Brachyura*. Mit 58 Tafeln, 1 Texttafel und 68 Figuren und Karten im Text. Preis: 120 Mark.

**Bd. VII.**

**v. Martens und Thiele**, Die beschalteten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof. v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die stolidobranchiaten Aseidien der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

**Dr. Emil von Marenzeller**, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M., Vorzugspreis: 12 M.

**Franz Ulrich**, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

**Ant. Reichenow**, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.

**Bruno Jurich**, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

**Bd. VIII, Lief. I.**

**Joh. Thiele**, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

*sp*  
*f*  
*sc*  
*f<sub>1</sub>*



Fig. 7.



Fig. 2.

*sc*

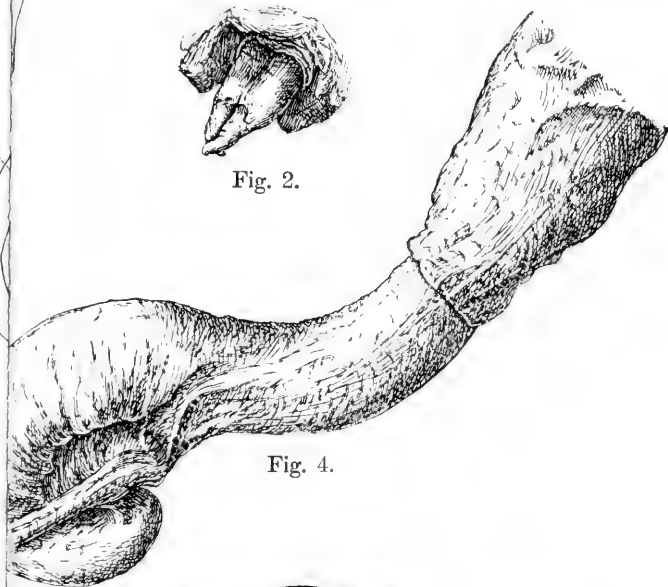


Fig. 4.

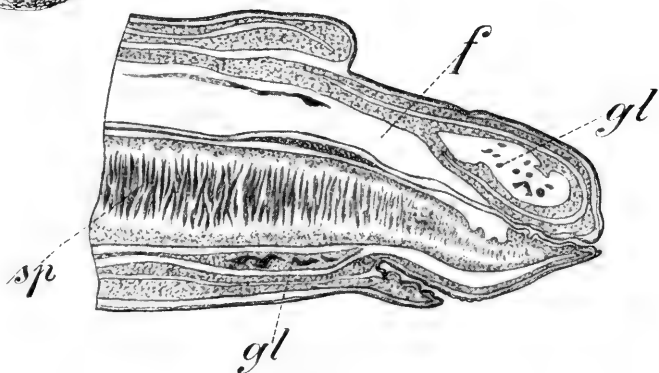
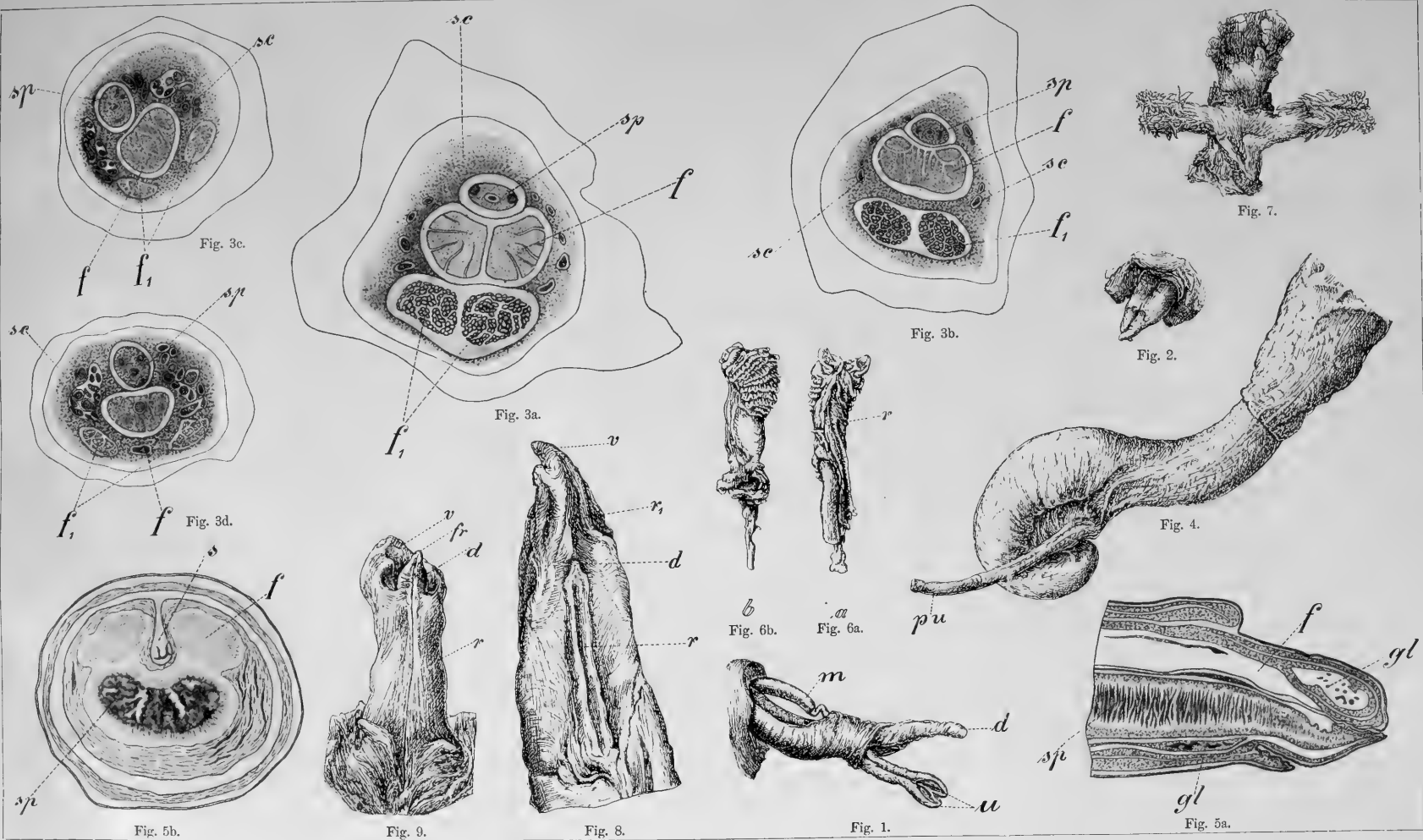


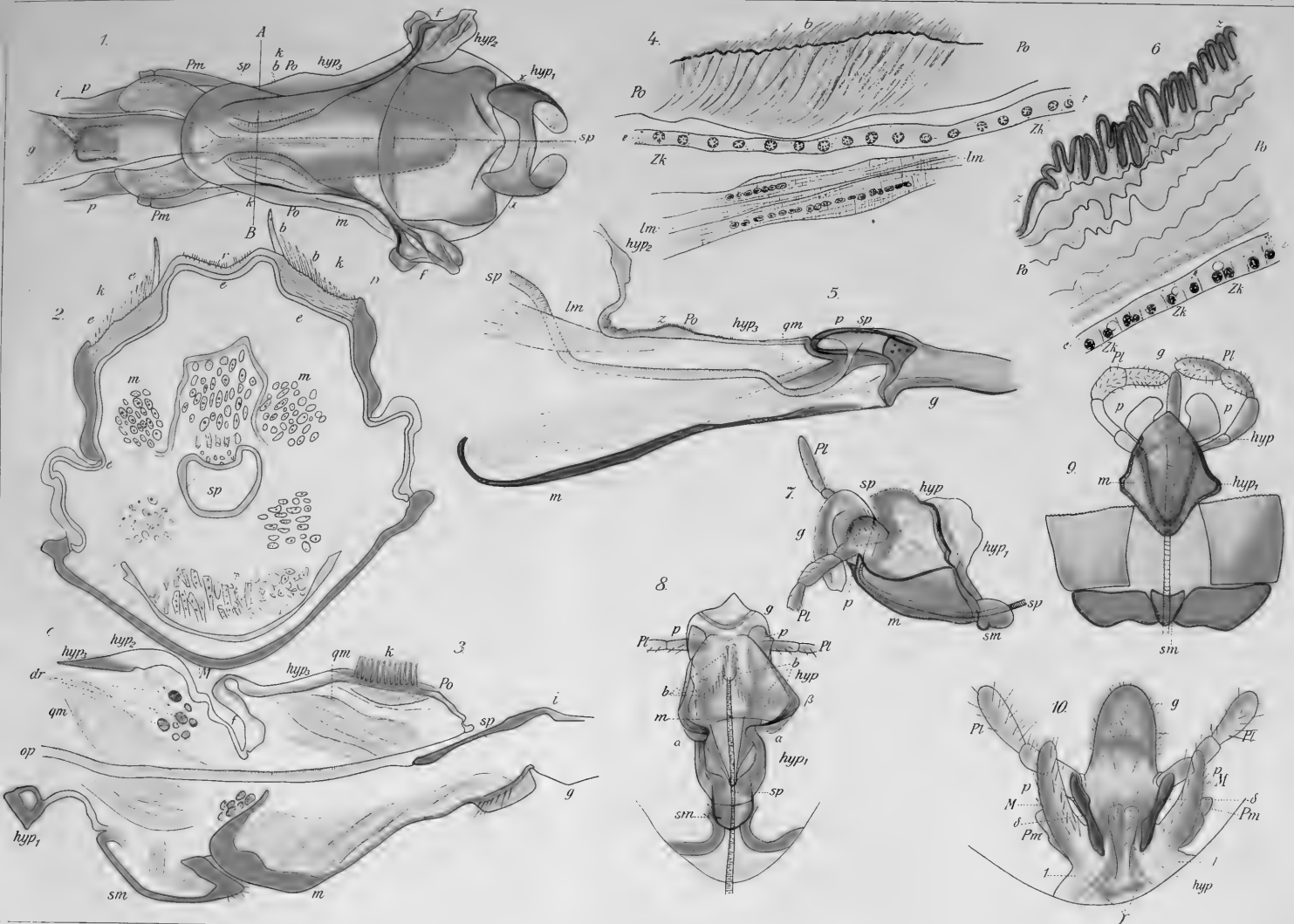
Fig. 5a.

*sp*







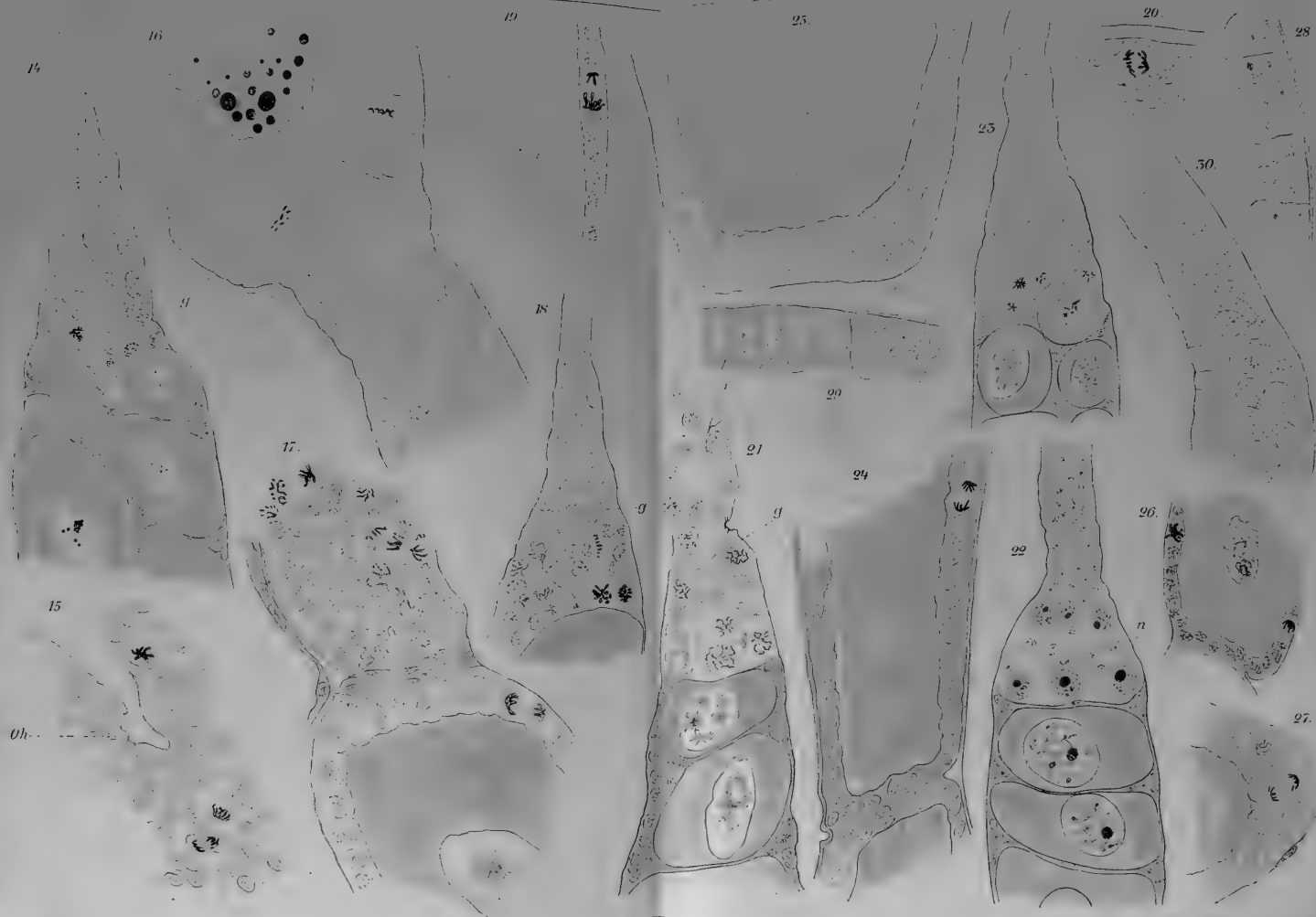














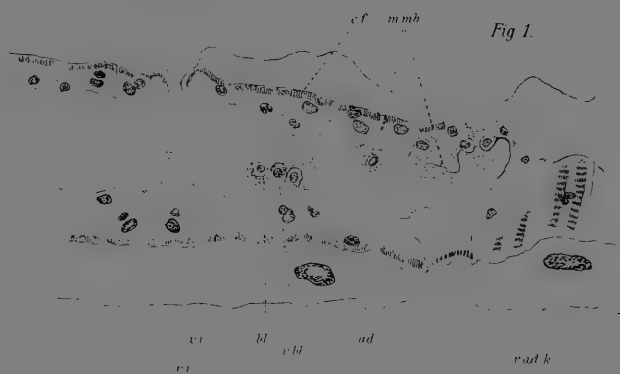


Fig. 1.

Fig. 2.



Fig. 3.

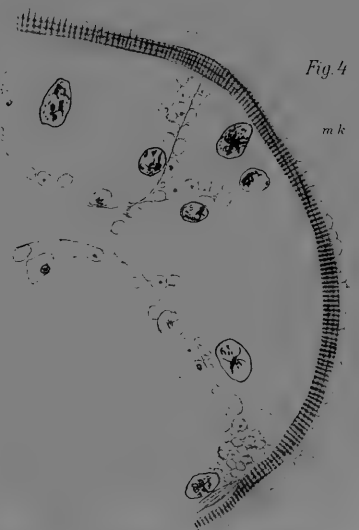
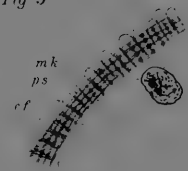


Fig. 4.

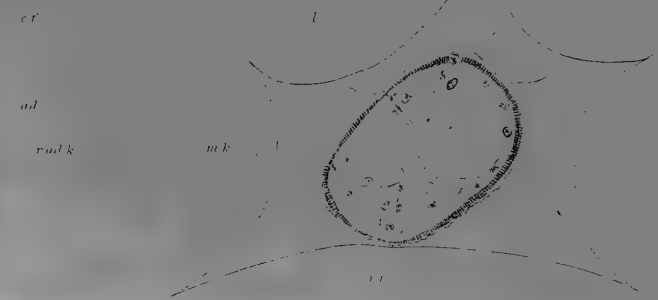


Fig. 6.

Fig. 5.



Fig. 7.





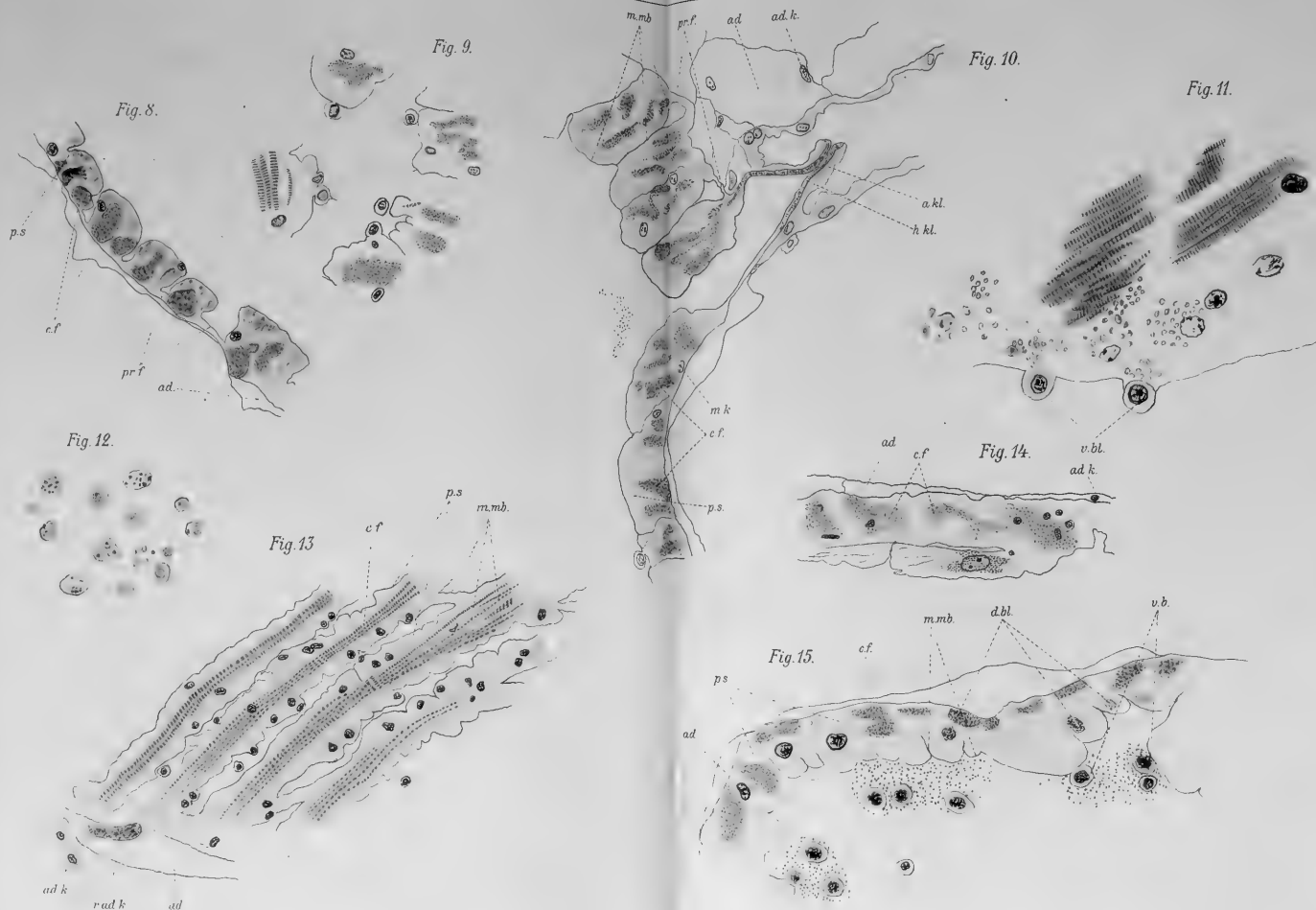






Fig. 16.



Fig. 17.

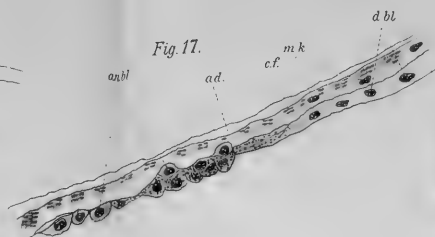


Fig. 18.

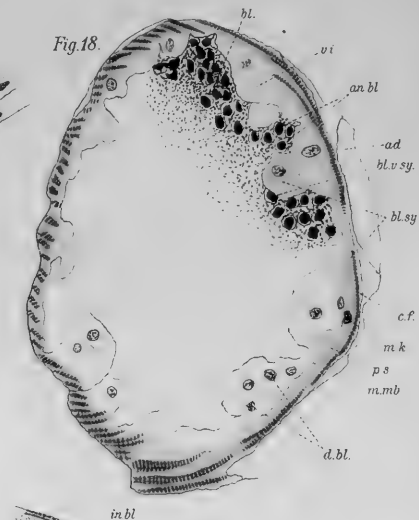


Fig. 19.

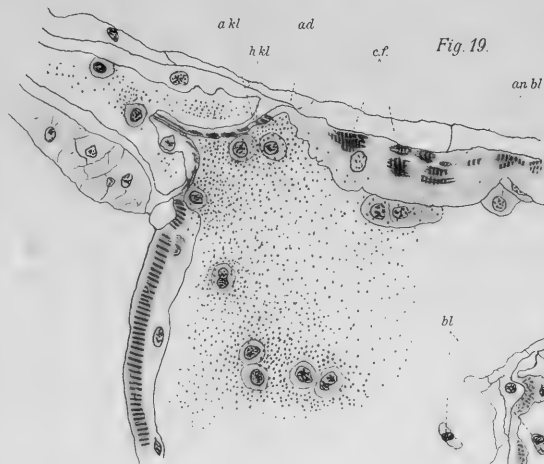


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

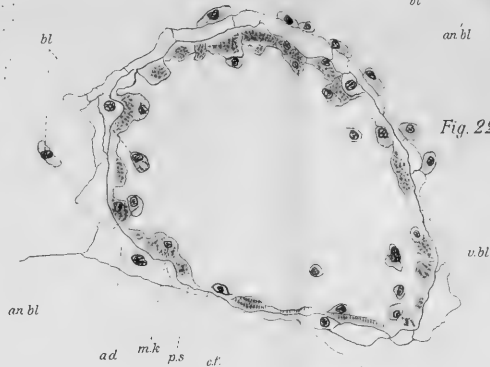


Fig. 23.





Fig. 24

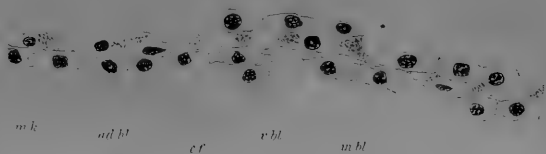


Fig. 27

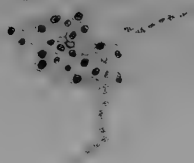
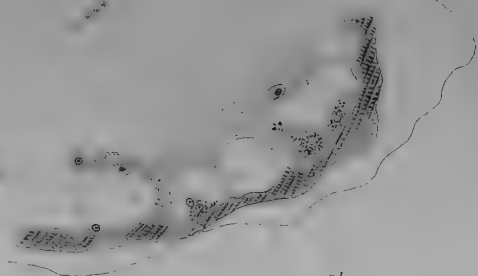


Fig. 28



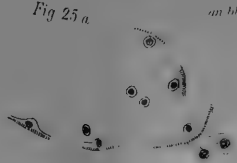
bl esq  
d bl  
ad  
z h

Fig. 31



m k  
cf  
ad.

Fig. 25 a



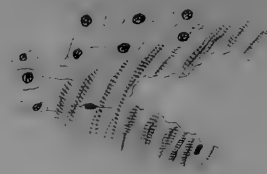
m bl

Fig. 25 b



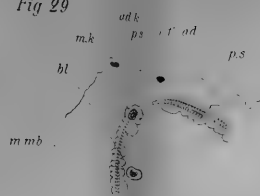
ad m k p s  
m mb cf

Fig. 26



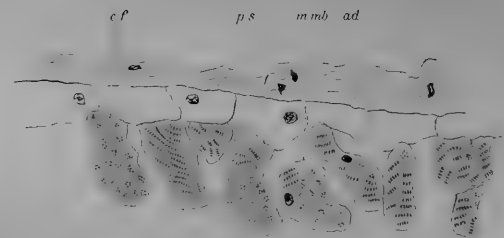
p s

Fig. 29



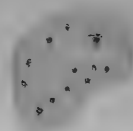
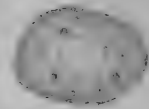
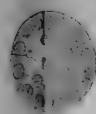
ad k  
ps  
r ad  
m k  
bl  
p s  
m mb

Fig. 30

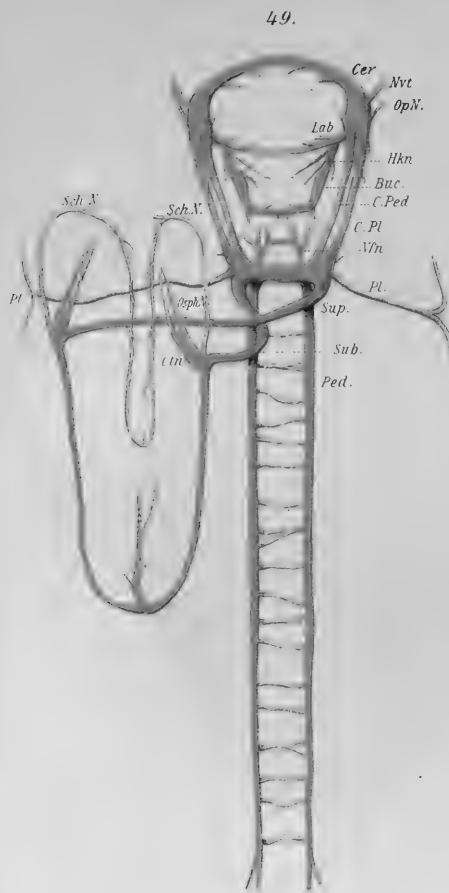


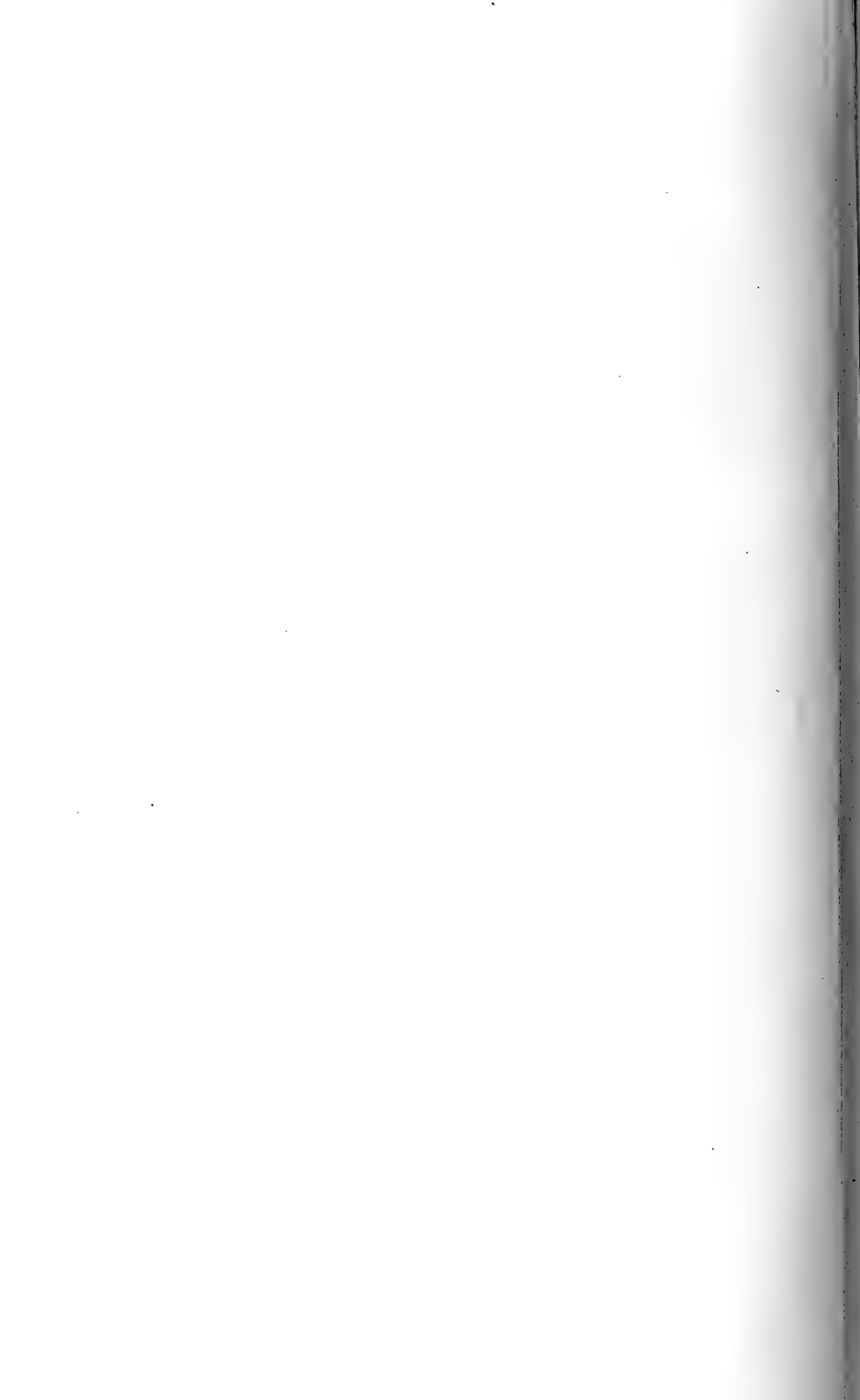
cf  
p s  
m mb  
ad

Fig. 32





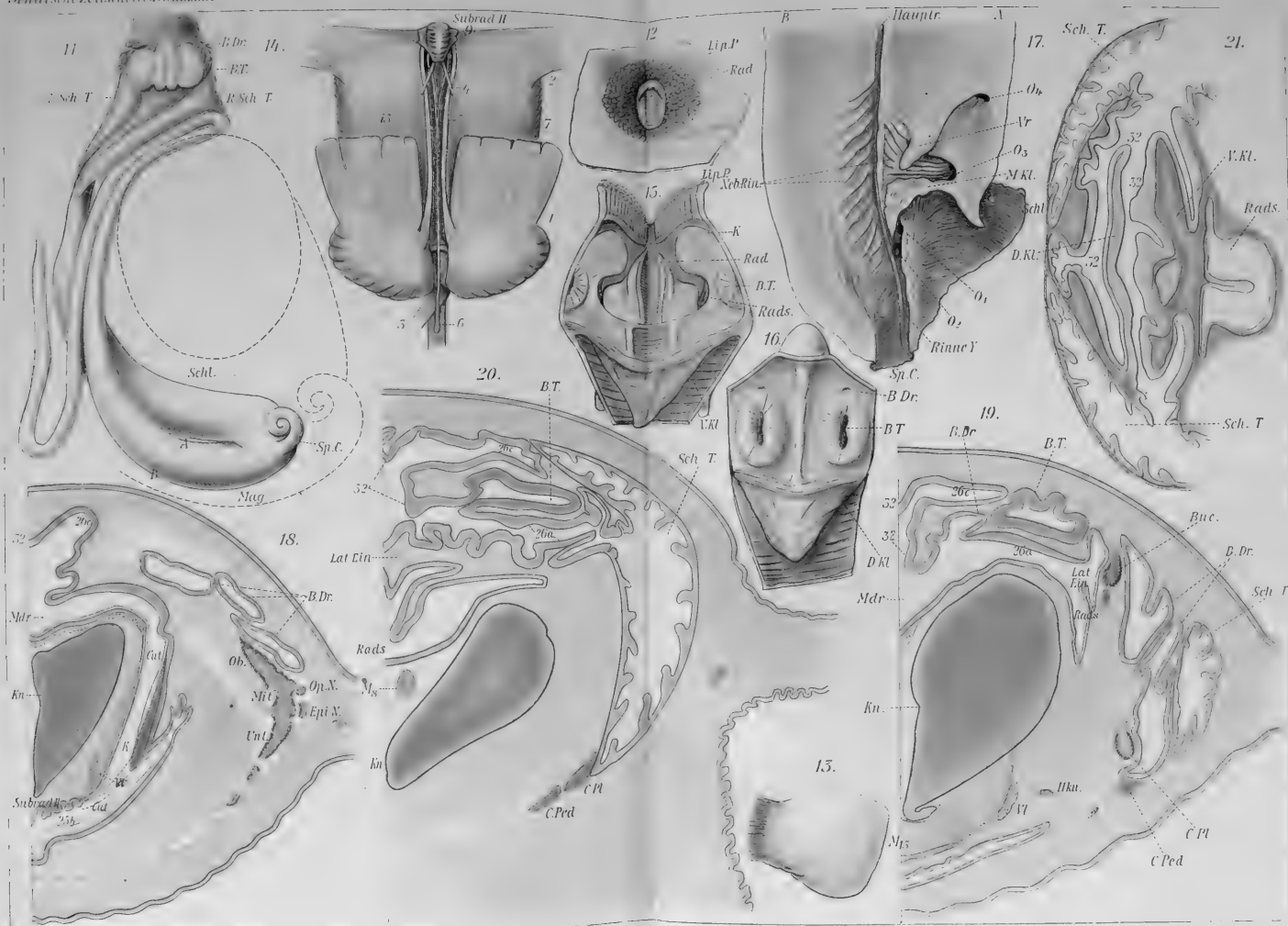


















42.

Fig B

45.

51.

45.

50.

52.

44.

46.

44.

60.

68.

71.

34a

34c

34b

61.

65.

66.

69.

72.

55.

56.

58.

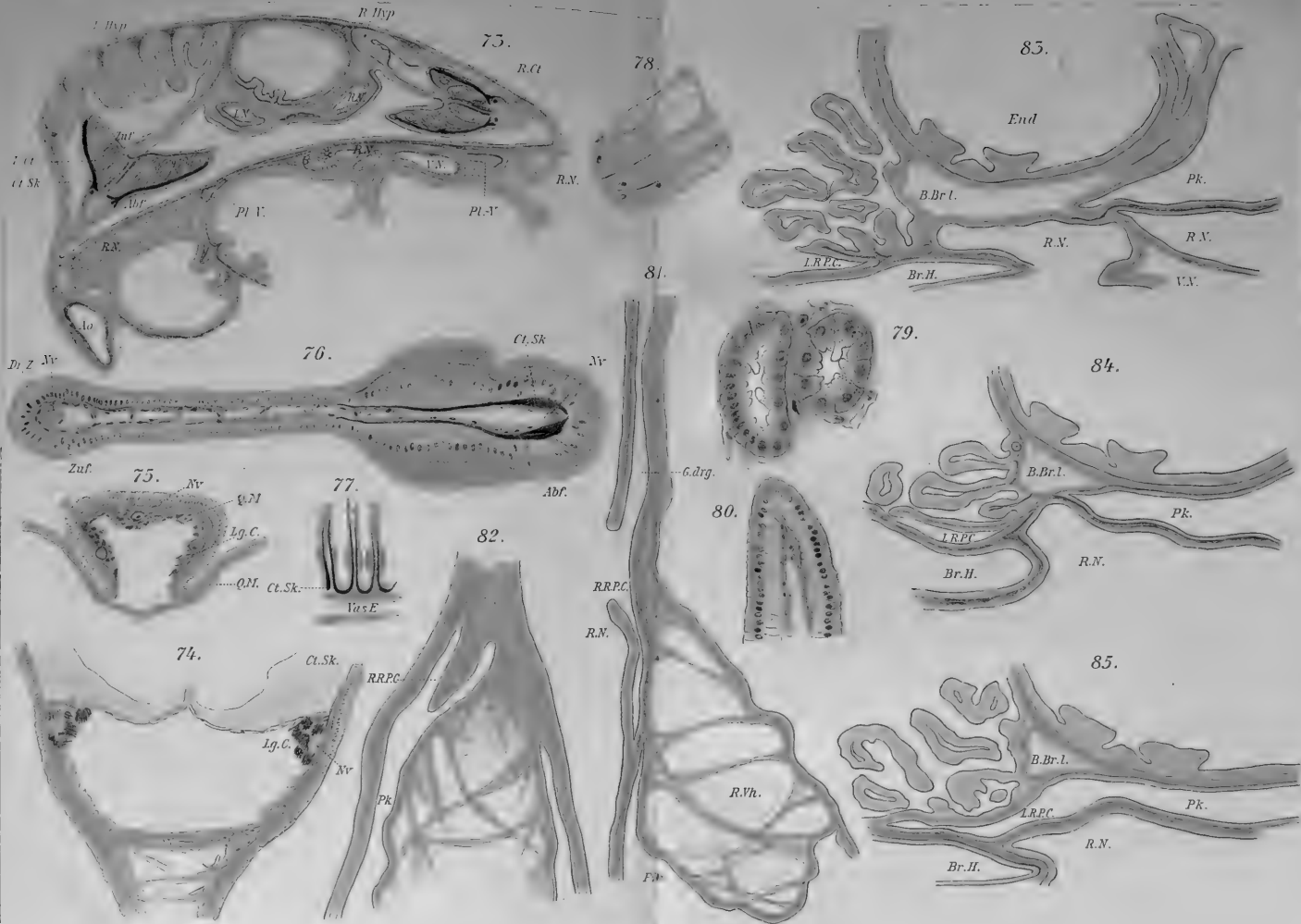
59.

70.

62.

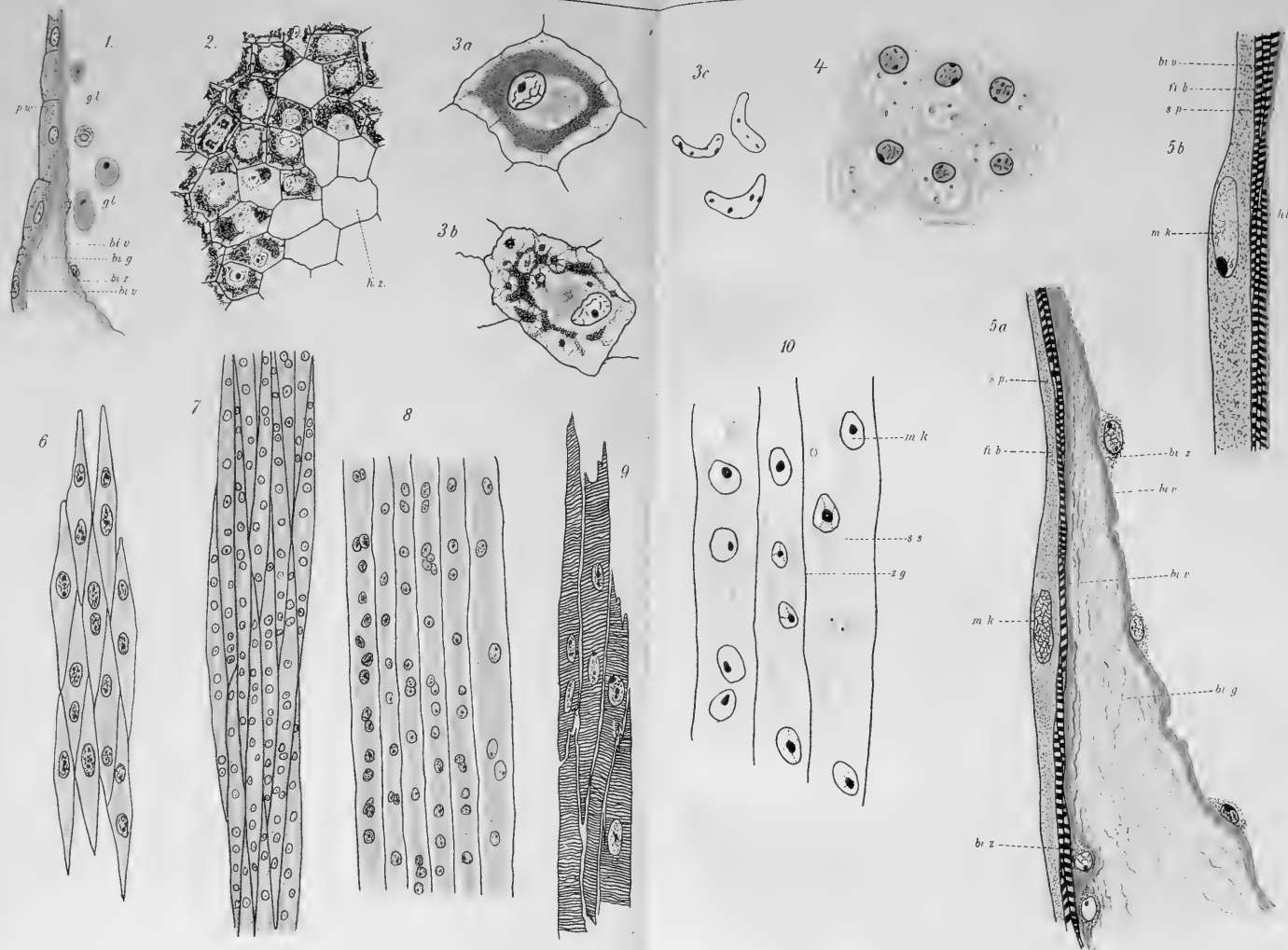
57.



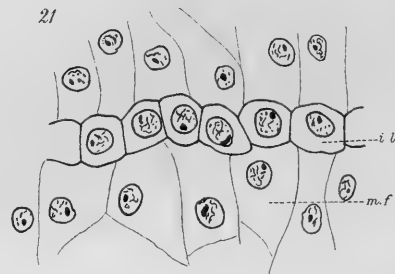
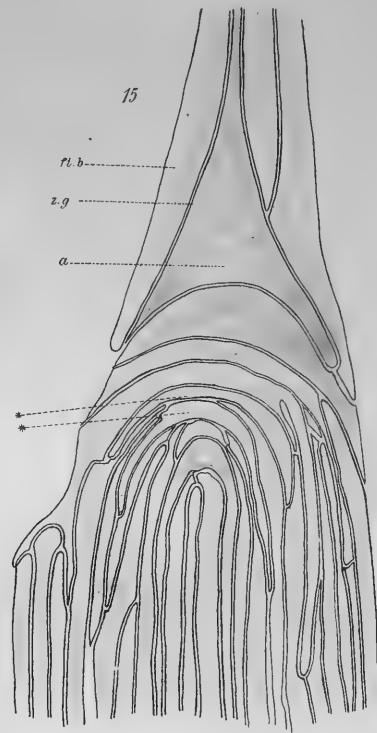
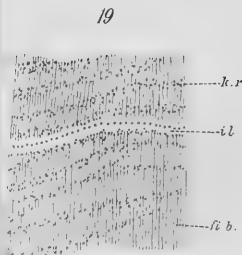
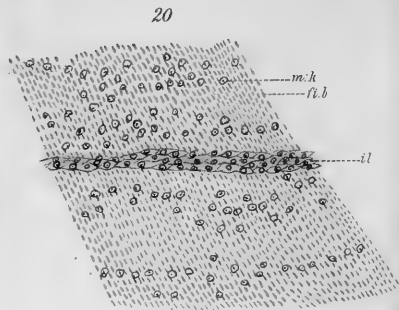
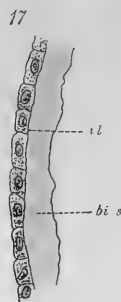
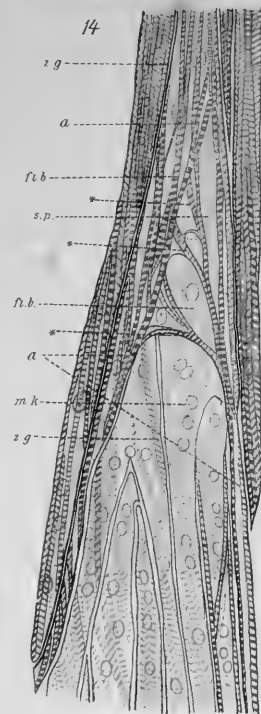
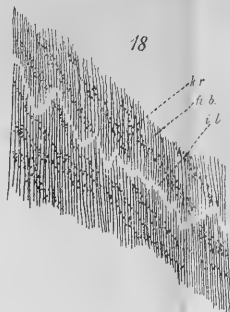
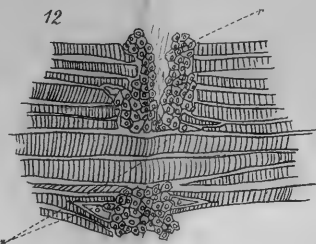
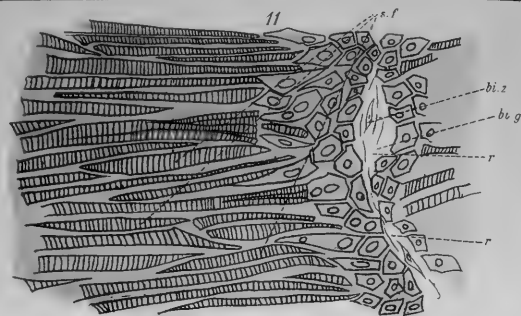










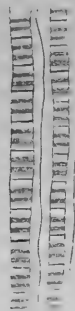




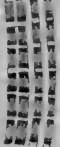
22



23

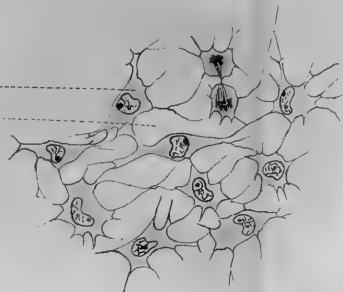


24

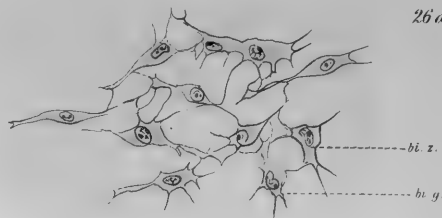


25

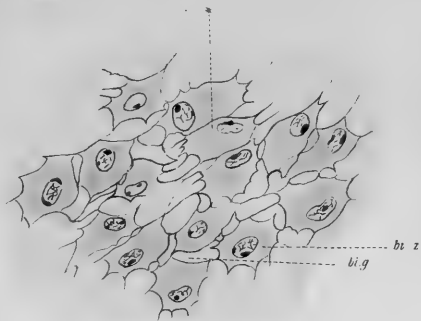
bi g  
bi z



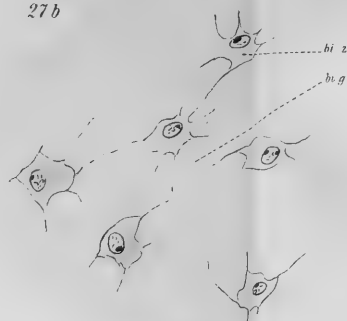
26 a



27 a

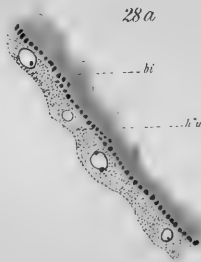


27 b

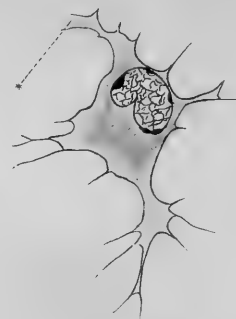


28 a

bi  
h'w



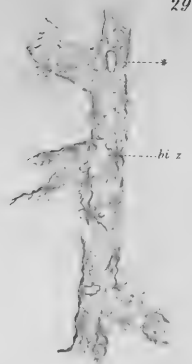
26 b



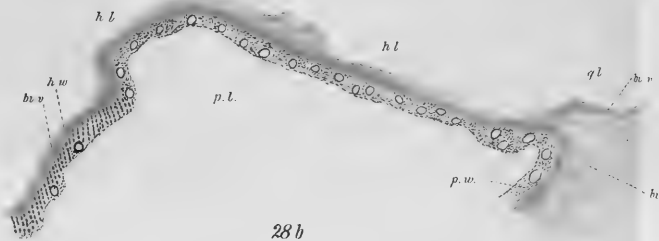
30



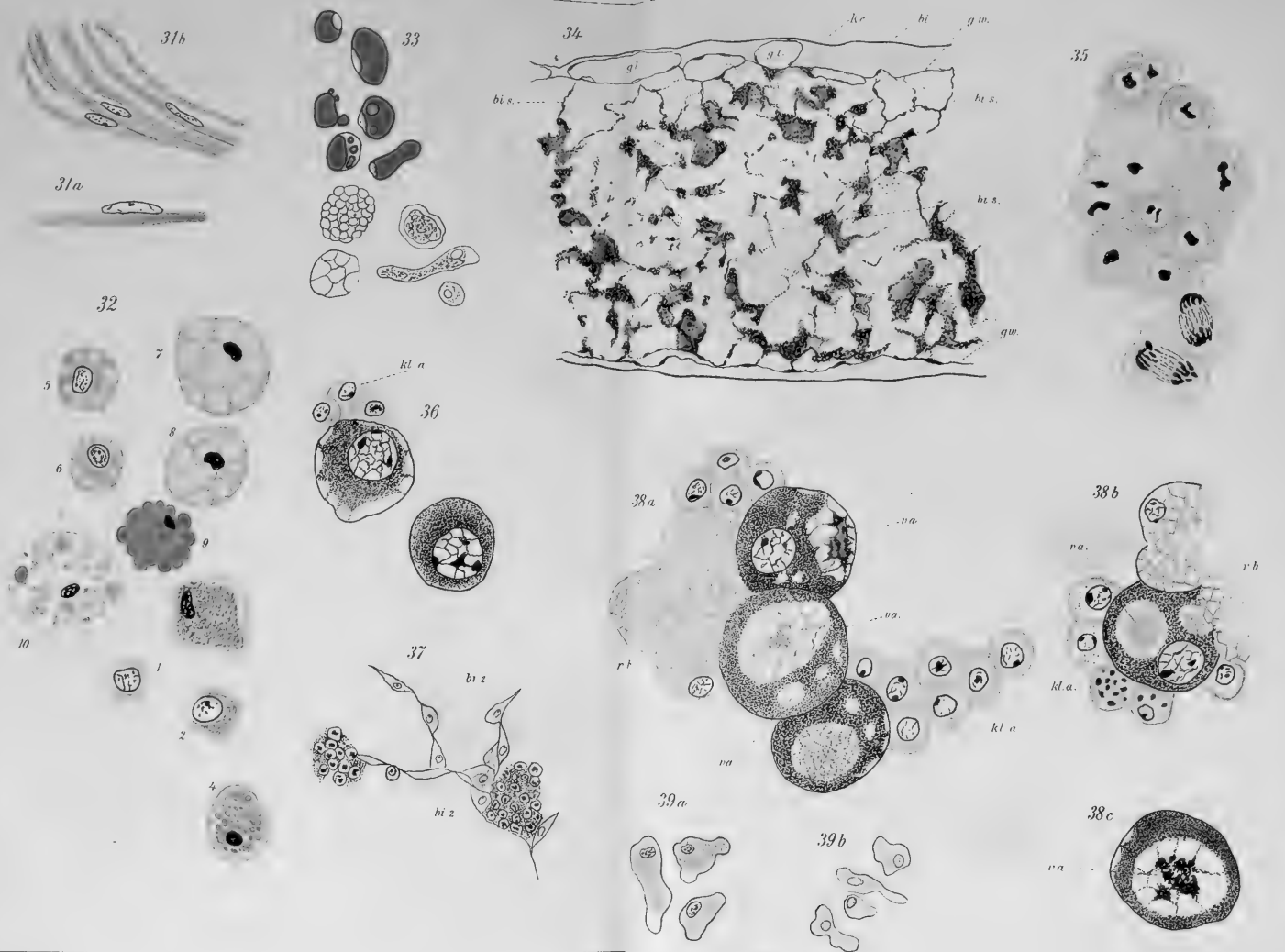
29



28 b

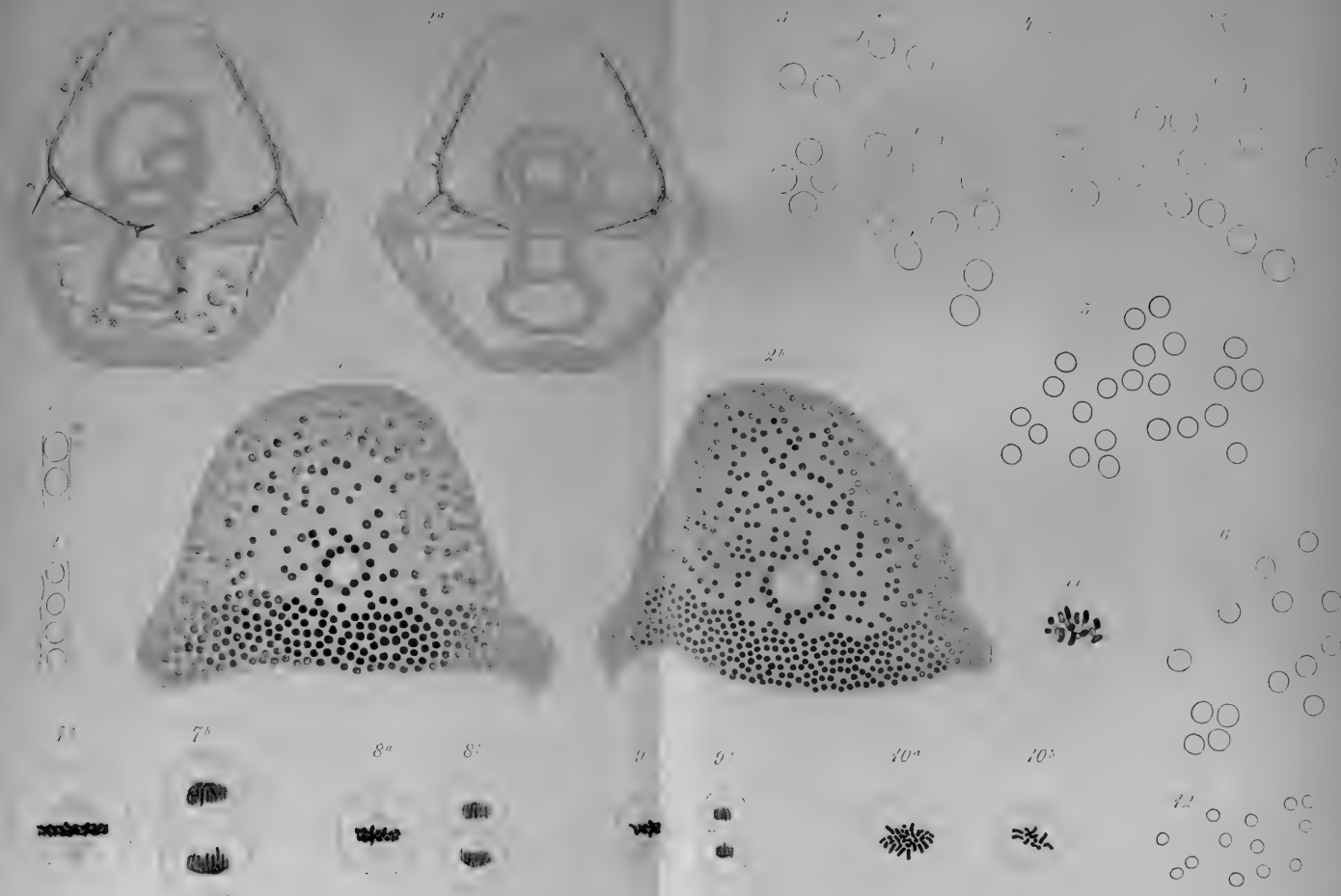














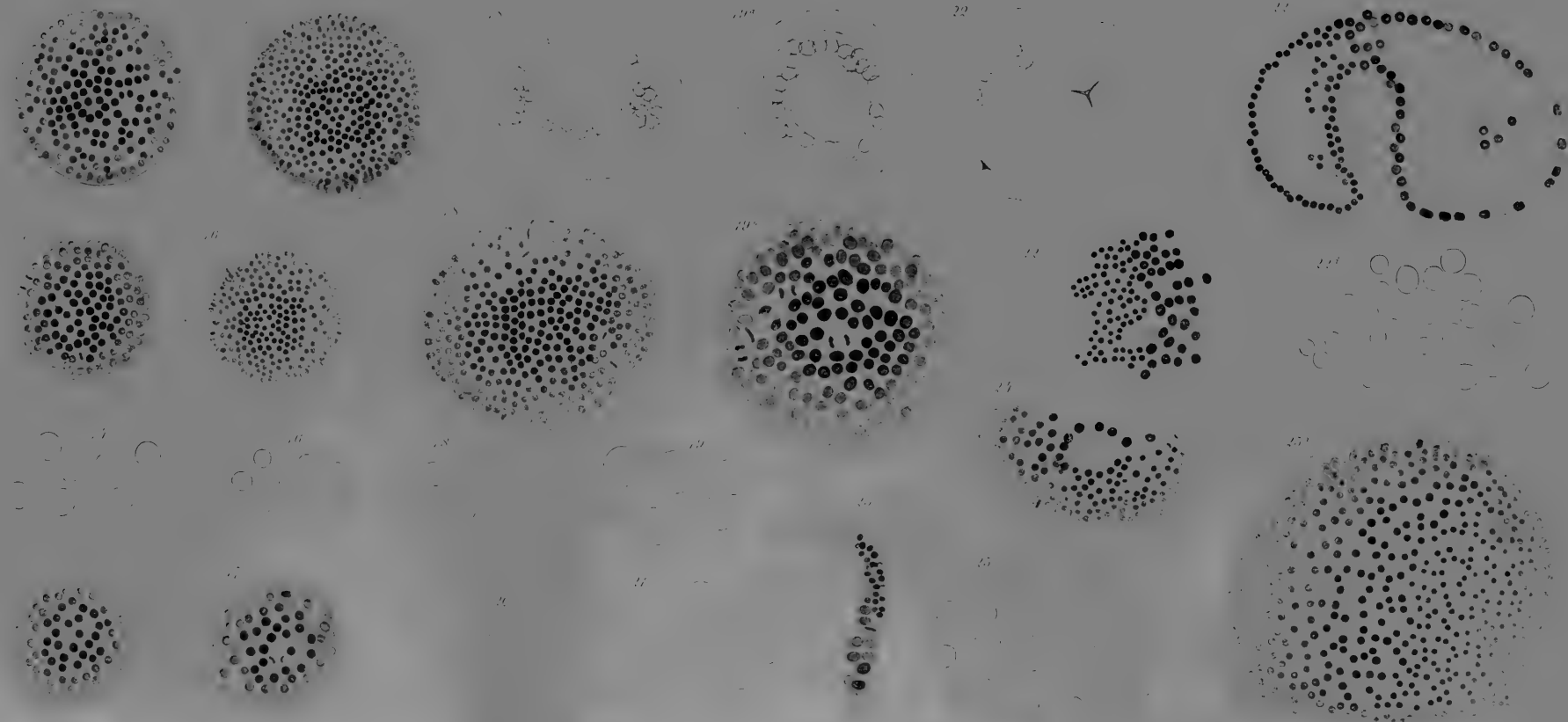




Fig 1

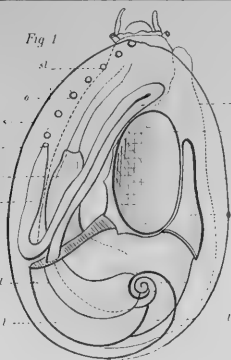


Fig 2

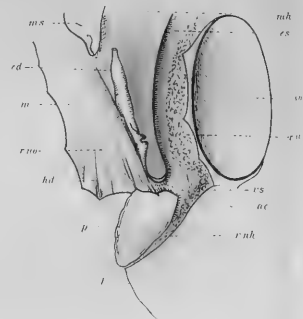


Fig 3

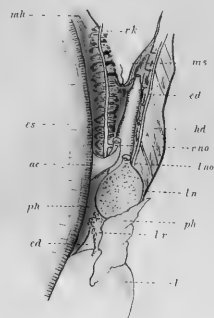


Fig 4.

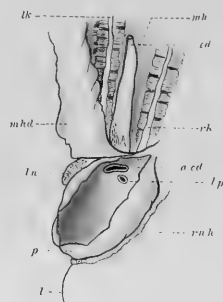


Fig 5

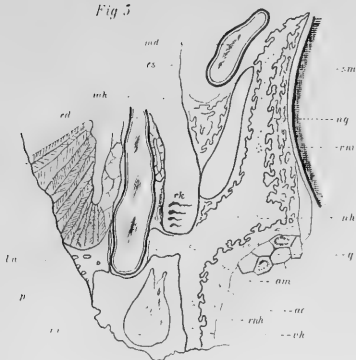


Fig 6



Fig 7

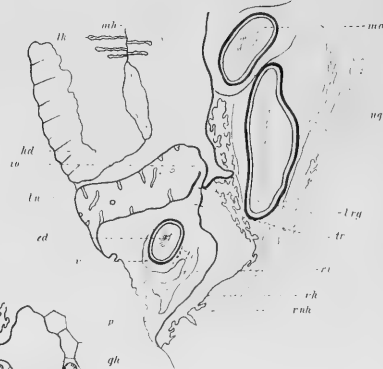


Fig 8





Fig. 9.



Fig. 10.

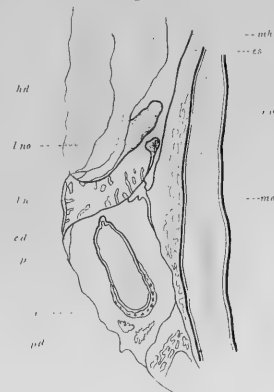


Fig. 11.

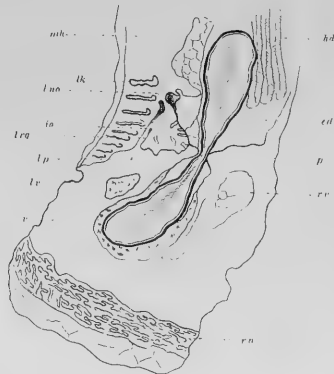


Fig. 12.

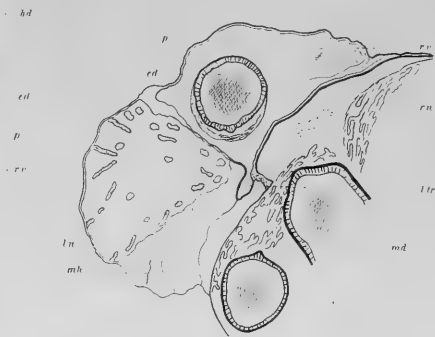


Fig. 13.

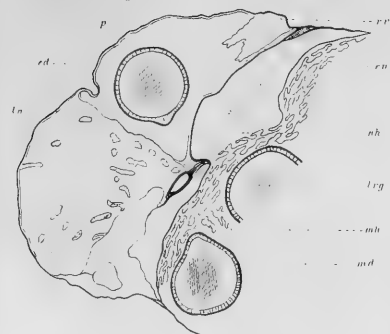


Fig. 14.



Fig. 15.

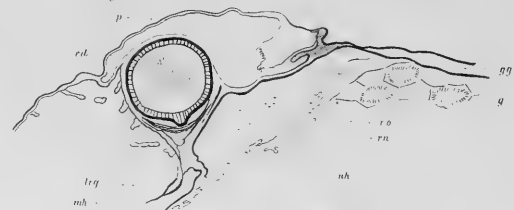
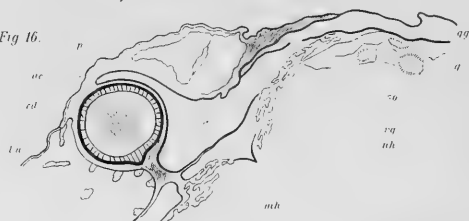
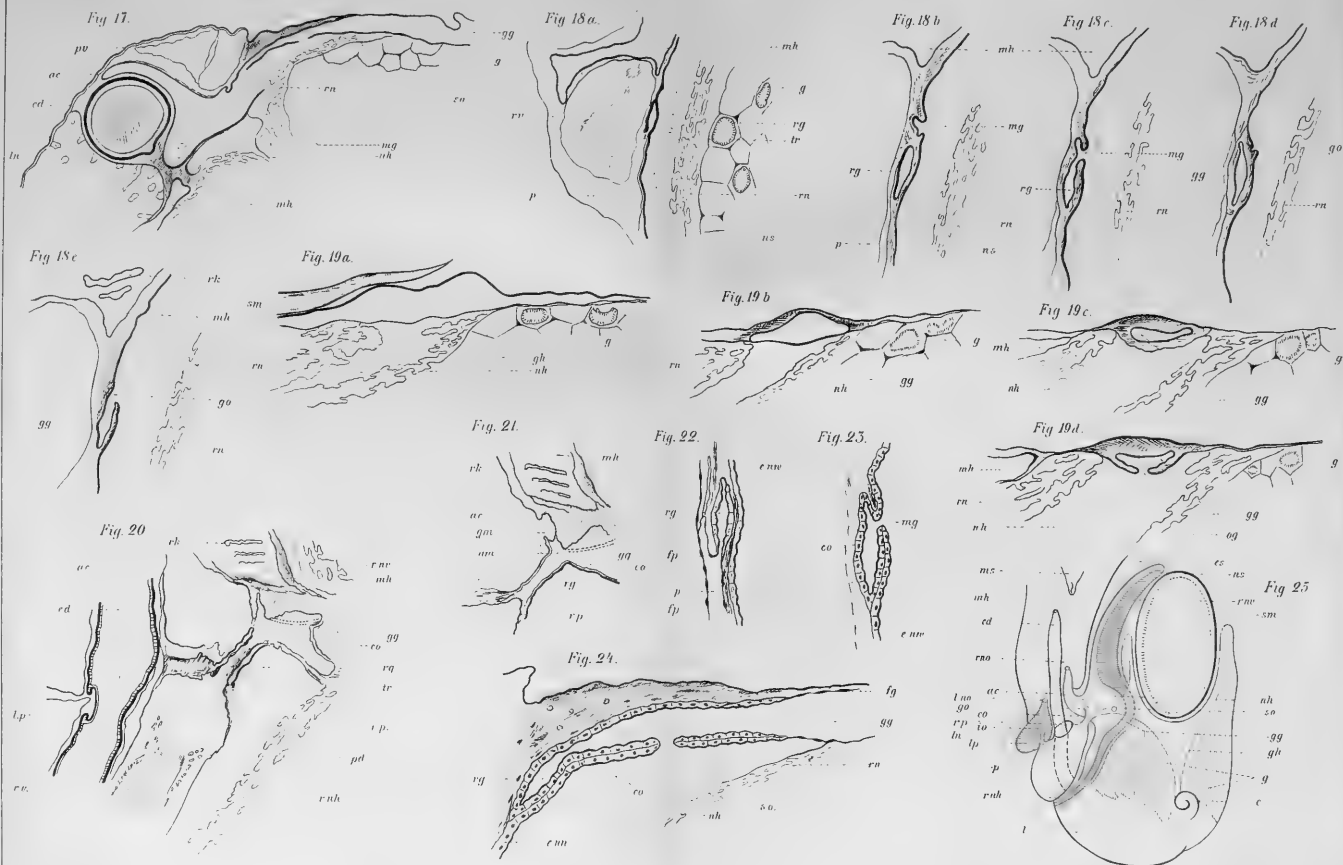


Fig. 16.

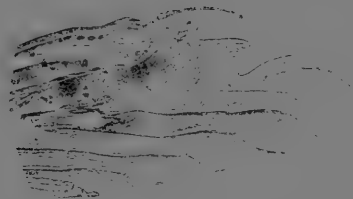








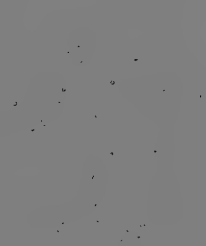




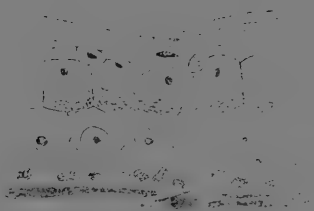
*Fig. 1*



*Fig. 2*



*Fig. 3*



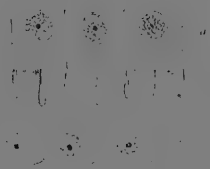
*Fig. 4*



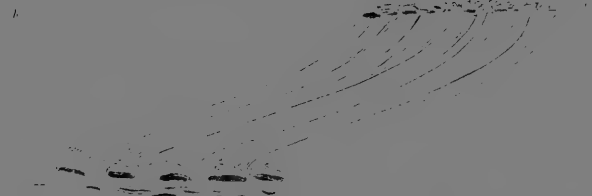
*Fig. 5*



*Fig. 6*



*Fig. 7*



*Fig. 8*

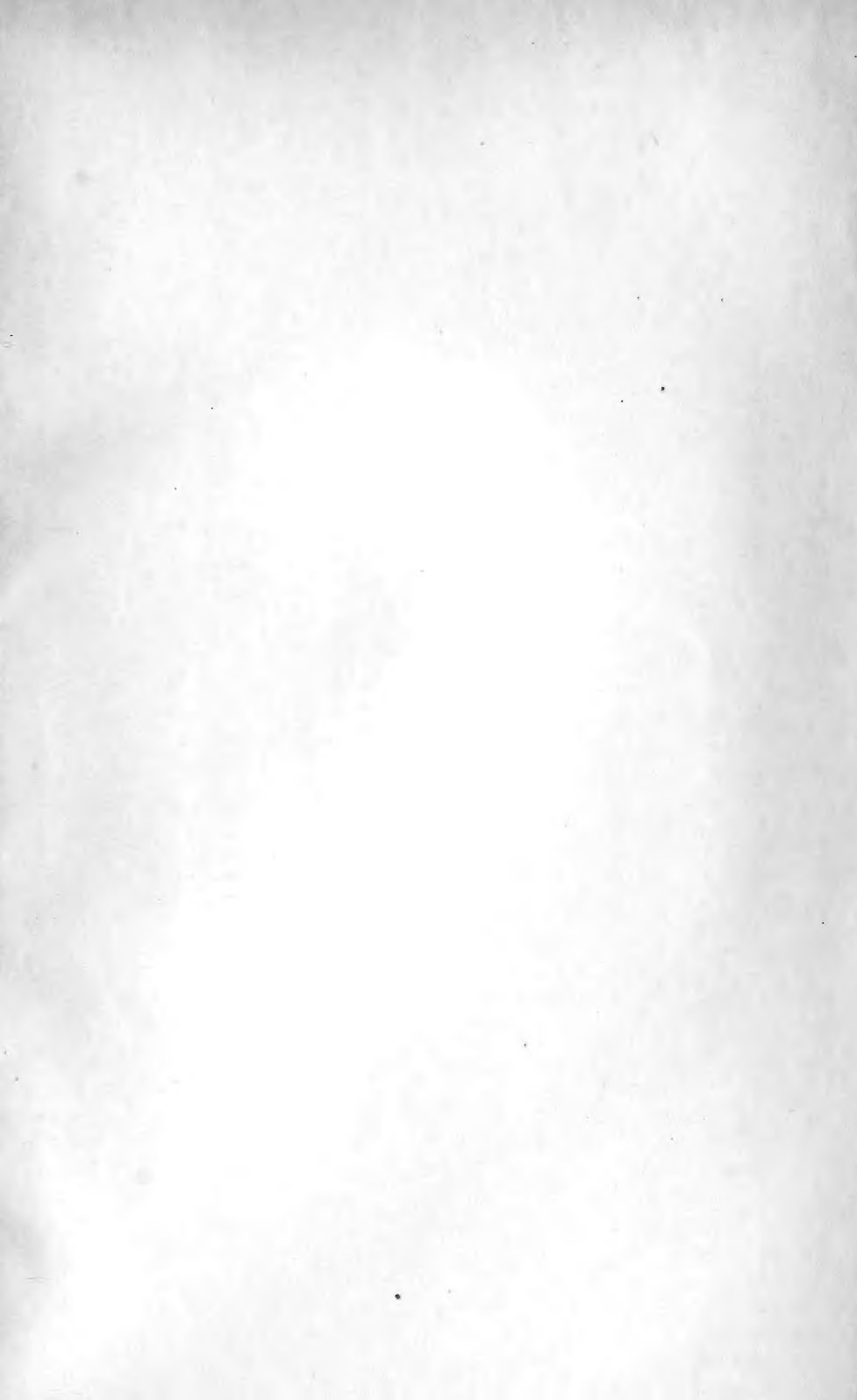


*Fig. 9*













3 2044 106 263 049

Date Due

~~AUG 31 1984~~

